АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV, ВЫП. 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1956

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1956

ТОМ XXXV — март — ВЫПУСК 3

Адрес редакции:
Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,
Издательство Академии наук СССР,
Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ СУСТАВОВ КОНЕЧНОСТЕЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В. Г. КАСЬЯНЕНКО

Институт зоологии АН УССР

Исторически так сложилось, что изучение функции органов движения человека и животных, если не считать общей физиологии мышц, оказалось своеобразной «монополией» описательной анатомии. Отсюда — умозрительное представление о функции суставов и мышц, основывающееся обычно на различном отношении мышц к суставным углам или к отдельно взятым костям. При этом определение функции мышц производится в отрыве как от аппарата движения, так и от организма в целом.

Сравнительно-анатомическое изучение органов костно-мышечной системы во многом могло бы облегчить понимание истории развития и функции этих органов, но, к великому сожалению, ни сравнительная остеология, ни сравнительная миология млекопитающих не ушли далеко от того крайне неудовлетворительного состояния, в котором они были при В. О. Ковалевском и А. А. Браунере. В еще худшем положении находится учение о соединениях костей, и в частности о суставах, без четкого представления о работе и потенциальных возможностях которых немыслимо составить должное представление о функции мышц.

Большое количество исследований, посвященных математическому анализу суставных поверхностей (главным образом суставов человека), как известно, к глубокому пониманию строения и функции суставов нас отнюдь не приблизило.

Прогрессивное и многообещающее функциональное направление в изучении костно-мышечной системы с проверкой на живом и применением эксперимента, разработанное П. Ф. Лесгафтом, не нашло, к сожалению, в свое время должного развития, равно как и предложенный В. О. Ковалевским исторический метод исследования суставных поверхностей с целью выяснения путей приспособительной эволюции конечностей млекопитающих.

Совершенно недостаточно также освещены вопросы структурной и функциональной связи между органами движения и органами обеих генеральных систем организма — сосудистой и нервной, если не считать описательно-анатомических данных о частных отношениях сосудистых и нервных ветвей к отдельно взятым костям, связкам и мышцам. В то же время без знания характера интимных взаимосвязей между этими органами и системами нельзя составить полного представления об их работе.

При решении вопросов физиологии органов движения млекопитающих необходимо прежде всего восполнить пробел в нашем представлении о строении и функции суставов как органов, определяющих крепость и эластичность опоры, размах и направление движений, а также обеспечивающих рессорно-буферные свойства скелета в различных состояниях опоры и движения. Одновременно надо иметь в виду и важное значение суставов в крово- и лимфообращении, а также как вместилищ сложных рецеп-

торов, обусловливающих нормальную деятельность органов костно-мышечной системы.

Особое значение для правильного понимания функции суставов и мышц имеет изучение истории их формирования в онто- и филогенезе, а также истории приспособительной перестройки их в условиях различной среды и нагрузки в эксперименте, причем явное преимущество в этом отношении имеет комплексное изучение с применением как широких сравнительно-анатомических сопоставлений, так и исторического метода и эксперимента. Эти три метода исследования как бы дополняют друг друга в деле изучения эволюции суставов и мышц, всесторонне освещая характер и направление приспособительных изменений в строении и отправлениях органов движения, поставленных в различные условия нагрузки.

Известно, как горячо в свое время призывал к комплексной методике исследований в области морфологии К. А. Тимирязев. «Признавая вполне могущество экспериментального метода, мы в то же время сознаем,— писал он,— что его одного недостаточно для объяснения всей совокупности явлений, совершающихся в организмах, что для этого необходимо еще возможно полное восстановление их исторического прошлого». В. Л. Комаров, оценивая научное наследство К. А. Тимирязева, указывал, что экспериментально-физиологический и историко-биологический методы К. А. Тимирязев считал как бы продолжающими друг друга.

Первым, кто оценил по-настоящему значение тщательного сравнительно-анатомического и исторического анализа суставных поверхностей конечностей для понимания эволюции структуры и функции последних в филогенезе животных, был гениальный ученый В. О. Ковалевский. Особое внимание он уделял соотносительным изменениям различных звеньев конечностей. Так, стремясь объяснить эволюцию пальцев и метаподия копытных, он придавал большое значение изучению сложных специфических взаимоотношений между костями их запястья и предплюсны. В. О. Ковалевский был глубоко убежден, что ни одна деталь в суставном рельефе не должна относиться к незначительным, второстепенным признакам: «Всякая фасетка кости,— пишет он,— раздельная линия, бугор и т. п. не важны сами по себе, но приобретают огромное значение, как только будет доказано и дознано, что все это переходные стадии на пути данной формы к какой-либо точно определенной цели» (Ковалевский, стр. 91).

Непосредственному воздействию функции на формирование тех или иных признаков под влиянием изменения характера опоры конечностей В. О. Ковалевский придавал особое значение. Так, говоря об эволюции конечностей лошади и характеризуя причины утраты конечностями этого животного боковых лучей, В. О. Ковалевский пишет: «Чтобы сделать этот шаг дальше, то-есть отбросить боковые пальцы, надо сначала сделать их бесполезными, иначе не будет причины им пропадать, бесполезными же они могут сделаться только в одном случае, именно, когда перестанут касаться земли; значит, вся задача сводится первоначально на это — на отделение боковых пальцев от земли» (стр. 209).

Подчеркивая несостоятельность наших представлений об эволюции млекопитающих, В. О. Ковалевский пишет своему брату Александру: «Я решительно не преувеличу, если скажу, что ...связь рыб с амфибиями, то-есть связь между двумя классами, нам гораздо понятнее, нежели связь слонов с остальными млекопитающими».

В. О. Ковалевского, так же как позже П. Ф. Лесгафта, вовсе не интересовало описание костей ради описания — он обращал внимание на изменение взаимоотношений между ними. Намного опередив Дорна с его принципом смены функций и показав ведущую роль функции в филогенезе, В. О. Ковалевский открыл новые пути в изучении способов перехода филогенетических изменений в строении и функции органов.

Историю развития современных форм и степень родственных взаимоотношений между ними легче всего проверить именно на органах костно-

мышечной системы (возможность прямой исторической документации по ископаемому материалу). Конечно, для достижения этой цели прежде всего необходимо, следуя призыву П. Ф. Лесгафта, научиться читать по форме ее отправления. Если говорить о скелете, то это касается всего костного рельефа: суставного, связочного, мышечного, сосудистого, нервного.

Нашу лабораторию в последние годы волнуют вопросы сравнительной артрологии, разрешение которых мы считаем наиболее надежным средством для овладения сравнительной миологией. К тому же следует отметить, что артрология является одним из наименее разработанных отделов и в описательной анатомии человека, как на это указывал в своем обзорном докладе на V Всесоюзном съезде анатомов, гистологов и эмбриологов В. Н. Тонков.

Раздел о соединениях костей скелета наименее разработан, даже если говорить только об описательной синдесмологии человека и сельскохозяйственных животных, анатомия которых наиболее изучена.

Нас не могут удовлетворить сведения о строении, количестве и топографии связок или других органов того или иного сустава, о сходстве суставных поверхностей с той или иной геометрической формой или их комбинацией. В то же время именно на основании этих скудных описательных данных делаются обычно выводы о характере и направлении движений, допускаемых суставом, что, в свою очередь, служит основанием для выводов о функции мышц, перебрасывающихся через сустав.

При этом, как правило, совершенно не учитывается характер сложных зависимостей между смежными суставами, между суставами и многосуставными мышцами, пересекающими одновременно и вершины, и открытые углы смежных суставов; не принимается во внимание значение соединительнотканных образований, в частности глубоких фасций, для координации работы различных звеньев конечности или отделов туловища как единого целого, не учитывается отношение суставов к органам других систем.

Отсюда понятна несостоятельность попыток дать функциональное освещение суставов и других форм соединения лишь на основании умозрительного анализа описательно-анатомических данных о суставных поверхностях и связках отдельно взятого звена.

Общий раздел учения о соединениях костей в анатомии человека и животных грешит рядом неточностей и просто неправильных сведений.

Так, например, суставная полость характеризуется только как щелеобразное капиллярное пространство с выполняющим его ограниченным количеством синовии (Rauber-Kopsch, 1911; Тонков и др.). При этом совершенно исключается возможность расхождения (разрыва контакта) суставных поверхностей, которому будто бы препятствует «прилипание одной поверхности к другой», по выражению Д. И. Зернова (1936).

Данные наших исследований межрядовых и межкостных сочленений, особенно в корневых отделах кисти и стопы, дают совершенно иное представление о суставных полостях и роли синовии при естественном и резко выраженном в отдельных суставах разрыве суставных контактов. Во всяком случае, движение в суставах — это не только скольжение (Г. Ф. Иванов и др.), но и в ряде суставов — расхождение суставных поверхностей с использованием синовии как эластического буфера.

Не менее ошибочно существующее представление о роли суставных и внутрисуставных хрящей. Издавна укоренилось в анатомической литературе неверное положение, будто «суставной хрящ сглаживает неровности и шероховатости суставных поверхностей...», а внутрисуставные хрящи «...делают более конгруэнтной форму суставных поверхностей...» (Тонков, 1953). Эти утверждения неверны прежде всего исторически, так как в них перепутаны понятия о причине и следствии. Хрящи не исправляют «ничьих» и «никаких» ошибок; наличие их и различная степень их выра-

женности свидетельствуют о новых (по сравнению с предковыми формами) условиях и требованиях, предъявляемых к органам движения животных. В результате новых условий и требований, если говорить о внутрисуставных хрящах, развились новые органы в суставах путем дифференцировки соединительной ткани, и в частности хрящей первичных непрерывных соединений. Никаких «несоответствий» в суставах, будто бы исправляющихся межсуставными менисками и дисками, не существует. Несоответствие это появляется (хотя бы на примере коленного сустава) только на вываренном (мацерированном) скелете, что не подлежит уже никаким «исправлениям».

Не отвечает также действительности утверждение, будто «...полного соответствия (congruentio) между поверхностями (подразумеваются суставные.— *В. К.*) нет ни в одном суставе» (Тонков, 1953), что легко опровергается фактами изумительной конгруэнции, сходной с идеальной сочетаемостью пригнанных деталей в технических подвижных конструкциях (блоках, коленах, кривошипах и т. п.), в таких суставах животных, как типичные гинглимы в виде блоков и винтов (например, в локтевом и голеностопном суставах копытных), как некоторые цилиндрические суставы (например, верхний радиоульнарный — у стопо- и пальцеходящих). Неверно также обобщение, будто «...выпуклая поверхность в с е г д а (разрядка наша.— *В. К.*) обширнее вогнутой» (Тонков, 1953). Говоря о суставах животных, мы вправе утверждать, что это правило не распространяется на некоторые суставы, сохранившие резко выраженную кривизну суставных поверхностей, но почти утратившие подвижность (резко выраженные выпуклости маллеолярной кости и вогнутости большеберцовой — равного радиуса), например в суставе маллеолярной кости с нижним эпифизом большеберцовой у жвачных. Последний пример указывает также на неточность наших представлений о тугих суставах как о «плоских» суставах.

Поверхностное и ошибочное представление о суставах неизбежно влекло за собой неправильное представление о работе мышц, основанное обычно на ограниченных данных о расположении мышцы по отношению к суставу, о ее направлении и направлении ее волокон, причем отдельная мышца, так же как и сустав, бралась в отрыве от других мышц и суставов. Чего, например, в этом отношении, сто́ит заключение о функции подколенного мускула, которому в последнем издании известного (и единственного в настоящее время) отечественного руководства по анатомии домашних животных А. Ф. Климова, как и во времена Галена, приписывается роль единственного сгибателя коленного сустава в такой категорической форме: «...Сгибателей коленного сустава имеется лишь один — подколенный мускул — m. popliteus». Не менее ошибочно определение основной функции подколенного мускула в анатомии человека как мускула, сгибающего бедро, а при фиксированной стопе — голень (Г. Ф. Иванов и др.).

Можно смело утверждать, что подобное представление о функции этой и многих других мышц ведет свое начало от Галена, так как Везалий уже решительно возражал против такого, лишенного логики подхода к определению функции мышц. К сожалению, его голос не был услышан, ибо живая мысль чужда была в то время описательной анатомии.

В одной из своих семи книг «О строении человеческого тела», изданной в 1543 г., в главе 55-й «О скрытом в подколенной впадине мускуле, который Гален неправильно считает главным виновником сгибания большеберцовой кости (голени)», Везалий пишет: «...Но правильно ли он (Гален.— *В. К.*) приписал ему назначение сгибать большеберцовую кость — рассуди сам. В самом деле, он (Гален.— *В. К.*) настолько привержен к этому мускулу..., что в книге «О распорядке вскрытий» писал, что он один может сгибать подколенную впадину или одарен самой большой силой. Мне же представляется, что он не только не обладает очень

большой силой для сгибания большеберцовой кости, но не обладает совершенно никакой, так как, будучи вполне кос и почти поперечен, не может служить прямому движению; затем он так слаб, что нимало не может тянуть большеберцовую кость вверх».

Спустя 400 лет Г. Ф. Иванов, Д. И. Зернов, А. Ф. Климов и др., нимало не смущаясь, трактуют функцию подколенного мускула по Галену. Новым за последнее время явилось разве «оригинальное» утверждение Брауса (H. Braus, 1921), будто подколенному мускулу свойственна при согнутой ноге даже функция разгибателя (??!) колена.

Большое значение для правильного представления о работе суставов и мышц имели труды Р. Фика, Г. Штрассера, П. Ф. Лесгафта, Г. Брауса, функциональный подход которых к изучению костно-мышечной системы пролил новый свет на строение и функцию суставов и мышц человека. Исключительно мало в этом отношении сделано в анатомии четвероногих млекопитающих, даже в анатомии наиболее полно изученных — домашних животных. Сравнительная артрология и сравнительная миология до последнего времени остаются наименее разработанными отделами сравнительной анатомии.

Исследования нашего научного коллектива посвящены изучению строения и функции суставов конечностей у различных млекопитающих. Я имею в виду работы С. Ф. Манзия, Е. И. Даниловой, П. М. Мажуги, Г. С. Абельянца, П. А. Осинского, Р. Г. Радиловской, М. Ф. Мезенцева, И. И. Чайковской, а также автора этой работы, оригинальные статьи которых приведены в перечне литературы.

К вскрытию закономерностей взаимоотношений между средой, функцией и строением суставов и органов, имеющих к ним непосредственное отношение, мы подходим с эволюционной точки зрения. При этом мы стремились осветить существо и историю преобразований структуры и функции суставов конечностей под влиянием изменений среды обитания, характера опоры, ведущей рабочей функции, возрастных и исторически сложившихся изменений массы тела, скорости и характера движений и ряда других факторов, определяющих формирование костей, суставов и мышц конечностей животных.

На сегодня мы смогли собственными силами охватить почти все звенья грудной и тазовой конечности млекопитающих, главным образом в сравнительно-артрологическом отношении, и одновременно начали исследование онтогенеза и прямой филогенетической документации, а также взаимоотношений между костями, суставами и мышцами — как органами движения — и органами других систем.

Оценка движений, допускаемых суставами конечностей, производилась с учетом экологической характеристики животных и приспособительных изменений не только их органов движения, но и органов других систем, определяющих нормальную деятельность суставов и мышц.

К каким же обобщениям в результате проведенных нами исследований мы приходим?

Мы считаем, что, при всем разнообразии приспособлений конечностей млекопитающих к различному способу передвижения и к выполнению специфических рабочих функций, все животные по ряду основных признаков в строении суставов их конечностей могут быть объединены в три группы соответственно трем основным типам опоры: стопо-, пальце- и фалангоходящие.

Каждому из этих трех типов опоры соответствует свой тип сочленений, в пределах которого имеют место многочисленные частные отклонения соответственно разнообразным приспособлениям к резко отличной среде обитания у различных групп животных. Так, известно, что среди стопоходящих мы встречаем представителей и насекомоядных, и грызунов, и хищных, и приматов. Среди них есть и лазающие, и роющие, и бегающие, и плавающие формы, но в то же время суставам их конечностей свойственен

ряд признаков, являющихся общими именно для стопоходящих и отличающих их от животных двух других типов. К таким признакам относятся, например, асимметрия мыщелков бедренной кости при относительно большей массе внутреннего мыщелка, разнохарактерность движений во внутреннем и наружном отделах коленного сустава, наличие подвижности в предплюсно-плюсневых суставах и др. (Мажуга, 1952—1953).

Для грудной конечности подавляющего большинства стопоходящих характерно наличие постоянного и относительно хорошо выраженного предпервого луча; самостоятельной центральной кости запястья, играющей роль двойного (волярного и нижнего) клина; относительно хорошо выраженной локтевой кости; широкого уплощенного запястья с центральной позицией поперечной оси и с максимальной подвижностью в предплечье-запястном суставе. Центральная кость запястья является очень важным самостоятельным компонентом суставов стопоходящих, у которых она, как своеобразный тормозной клин, противодействует чрезмерному переразгибанию (переднему прогибанию) грудной конечности этих животных в запястье при опоре. Проксимальные суставные выпуклости рядов запястья и выраженная возможность его переднего сгибания, а также относительно ровные межрядовые линии запястья дополняют характеристику грудных конечностей стопоходящих (Манзий, (1949—1952).

Для стопоходящих (за исключением мелких форм мышевидных грызунов и насекомоядных) характерно также дистальное расхождение костей метаподия и их выраженная ладонная вогнутость при среднем индексе ширины каждой из костей метаподия, равном 0,15. Наоборот, у пальцеходящих наблюдается относительно тесное взаимное прилегание костей метаподия, ладонная вогнутость которых если и имеет место, то выражена очень незначительно, а средний индекс ширины костей метаподия пальцеходящих составляет уже не 0,15, а 0,9 (Данилова, 1952).

Резко отличной группой по характеру специализации суставов их конечностей, приспособленных к опоре лишь на конечные фаланги (как при наступлении, так и при отрыве конечностей от почвы), являются копытные, как фалангоходящие формы. При всем разнообразии в строении и функции конечностей этих животных (парнопалые, непарнопалые, четырех- и однопалые формы и др.), всем им в отношении строения их суставов присущ ряд общих, свойственных только им признаков. Наиболее характерными из них являются: выраженный процесс редукции и рудиментации кисти и стопы с уменьшением количества лучей до трех-двух-одного; взаимное срастание локтевой кости с лучевой, вплоть до полной редукции тела локтевой кости и др.

Увеличение количества суставных фасеток в корневых отделах кисти и стопы за счет появления новых и разделения старых, равно как и нарастание скошенности этих фасеток, а также суставных блоков и винтов, являются универсальными признаками, сопровождающими переход к пальце-фалангохождению. К таким же признакам следует отнести и прогрессивное развитие уплощенных (опорных) отделов в условно шаровидных плечевом и тазобедренном суставах конечностей копытных (Данилова, 1953; Касьяненко, 1947).

Приобретением копытных являются: тормозные и рессорно-буферные приспособления; связочные и костные (суставные и фиброзные) тормозные упоры; резко отличные особенности строения синовиального аппарата; использование мышц в роли связок путем замещения активных мышечных элементов сухожильными; комбинированность в работе смежных суставов и условное разнообразие допускаемых ими движений и т. п.

Из других отличительных признаков отдельных звеньев конечностей копытных могут быть названы: уплощение одних суставных поверхностей и одновременное усиление выпуклостей и вогнутостей в других суставах; прогрессивное развитие плоских опорных передних отделов в проксималь-

ных суставах запястья; преобразование обоих верхних этажей запястья в гинглимы с сохранением только волярного сгибания в этом суставе. Ряд резко отличительных черт характеризует также строение и соотносительное развитие отдельных звеньев скелета и мышц копытных. Почти во всех суставах конечностей этих животных происходят строго направленные движения по трем взаимно перпендикулярным осям с преобладанием поперечной оси как сменной основной оси движения.

Укоренившееся в анатомии домашних животных ложное представление об однообразии движений, совершаемых конечностями копытных, как форм с крайней степенью опорно-локомоторной специализации, не отвечает действительности. Эти движения принято почему-то обозначать как «маятникообразные»; в действительности же суставам конечностей фалангоходящих свойственно строго комбинированное (направленное) «разнообразие» движений по определенным дугам вокруг трех взаимно перпендикулярных осей. Такие движения свойственны не только шаровидным, но и всем шарнирным суставам конечностей копытных (Касьяненко, 1947—1954).

При переходе к фалангохождению приобретается, как выяснено, установочное пассивное разнообразие движений в межфаланговых суставах кисти и стопы, обеспечивающее без участия мышц пассивное приспособление конечностей копытных (при наступании) к неровностям почвы (Манзий, 1953).

Пальцеходящие занимают как бы промежуточное положение между этими двумя крайними и резко отличными друг от друга группами. Одни из них (например, среди хищных — псовые) ближе к копытным, другие (например, кошачьи и некоторые хорьковые) — ближе к стопоходящим (Касьяненко, 1954; Чайковская, 1952).

Так, например, специфическими особенностями кисти пальцеходящих могут быть такие, как рудиментарный предпервый луч; срастание центральной кости с запястной промежуточной, а не с запястной лучевой, как это принято было считать до настоящего времени (с сохранением ею роли лишь дистального клина, способствующего укреплению запястья в межзапястном суставе в разогнутом состоянии); дистальная рудиментация локтевой кости, волярное смещение поперечной оси запястья и значительная подвижность в запястно-пястном суставе (Манзий, 1949—1953).

Из переходных признаков суставов пальцеходящих следует отметить появление у них направляющих гребней и желобов и передних суставных уплощений в суставах дистальных звеньев, сохранение следов переднего сгибания в запястье, лестничный запястно-пястный сустав, появление синовиальных углублений на суставных поверхностях (Касьяненко, 1954; Манзий, 1952—1953).

Таким образом, одним из наиболее решающих моментов в определении характера строения суставов конечностей млекопитающих является тип их опоры. Характер межрядовых и межкостных сочленений, степень взаимной согласованности суставов, наличие и топография сводов, соединительнотканных подушек и т. п. определяются типом опоры, т. е. порядком смены фаз опоры конечностей.

Не вызывает сомнений, что принципиально отличными приспособлениями должны обладать конечности, переносящие при наступании последовательно тяжесть тела на фаланги, по сравнению с конечностями, у которых фаза наступания почти полностью совпадает с фазой отрыва конечности от почвы (копытные). Совершенно отличны также у копытных приспособления, укрепляющие суставы, амортизирующие тяжесть тела или тушащие противоудары, воспринимаемые конечностями от почвы в различных фазах опоры.

Вполне понятно, что суставной рельеф, как и строение суставов в целом, определяется не только опорно-локомоторной функцией, обеспечивающей опору и передвижение тела в пространстве, но и ведущей рабочей

функцией освобожденной от опоры конечности. Выполнение последней иногда сопровождается частичным использованием тяжести тела для рабочего нажима (например, наличие сочленений таранной кости с кубовидной и кубовидной с третьей плюсневой у таких животных, как байбак, бобр, некоторые копытные) (Касьяненко, 1951).

Вопрос о происхождении суставной головки и ямки, суставных выпуклостей и вогнутостей вообще неоднократно обсуждался в анатомии человека и животных; при этом, как правило, учитывался один какой-либо фактор формирования (отдаленность суставного тела от места прикрепления мышц к эпифизу, степень подвижности одной из сочленяющихся костей, соотносительная длина плеч опоры и приложения силы и др.).

Нам представляется, что суставные выпуклости и вогнутости не могут быть в отношении их происхождения и функции объяснены какой-либо одной причиной. История их возникновения и значение безусловно различны в подвижных соединениях и в суставах тугих, равно как и в суставах, допускающих периодическое образование щелей. Так, например, комбинированные вогнуто-выпуклые суставные поверхности у фалангоходящих принимают нагрузку вогнутостями, а фиксируют ее при приеме тяжести тела на выпуклостях. Это особенно хорошо выражено в запястье и в предплюсне, выпуклости и вогнутости которых занимают диаметрально противоположные позиции соответственно противоположной позиции открытых углов в этих суставах (Касьяненко, 1950).

Насколько большое значение в формировании суставных поверхностей принадлежит разнообразию функции и ее интенсивности, можно судить, сопоставляя строение пальцев и их суставов на грудных и тазовых конечностях. Так, у животных, грудным конечностям которых свойственна в основном опорно-локомоторная функция, отсутствуют принципиальные отличия в суставном рельефе пальцев по сравнению с тазовыми конечностями, если не считать несколько большей выраженности направляющего и тормозного рельефа в суставах пальцев тазовой конечности. Нарастание различий в суставном рельефе пальцев в процессе эволюции происходит снизу вверх, т. е. наиболее общими признаками обладает сустав третьей фаланги и наиболее разнообразно устроен сустав первой фаланги. Этот сустав, как известно, первым среди суставов пальцев «тушит» под углом (выраженным особенно резко у пальце-фалангоходящих) значительную часть нагрузки (тяжесть тела и противоудары, воспринимаемые конечностью от почвы) (Радиловская, 1953).

С переходом к пальце-фалангохождению в суставе первой фаланги происходит изменение суставного рельефа в направлении приобретения асимметрии мыщелков блока костей метаподия, что особенно резко заметно на крайних (внутреннем и наружном) лучах. Одновременно сустав второй фаланги преобразуется из валиковидного в седлообразный, как бы компенсируя более разнообразной подвижностью движения недостающих боковых лучей. Боковые и вращательные межфаланговые движения особенно резко выражены у однокопытных (Радиловская, 1953). При этом суставные поверхности показывают поразительное разнообразие приспособлений в отношении как усложнения их суставного рельефа, так и характера сочленений со смежными костями. Особой сложности эти сочленения достигают в многочисленных суставах запястья и предплюсны. Одна и та же суставная поверхность здесь может служить в разных фазах движения для сочленения с различными костями. Например, суставная поверхность нижнего блока таранной кости сочленяется у мозоленогих и некоторых других парнокопытных как с центротарсальной костью (в разогнутой стопе), так и с пяточной (в согнутой стопе) (Касьяненко, 1952).

При флексорно-экстенсорных движениях в ряде суставов наблюдается строго последовательное включение суставных поверхностей, причем, изменяя взаимное расположение, кости (как это имеет, например, место в

запястье свиньи) вклиниваются при разгибании между смежными костями. Тем самым они, вызывая напряжение связок и исключая в суставе вращательные и боковые движения, укрепляют его в максимально разогнутом состоянии.

С усилением прочности пальцев при переходе к фалангохождению уменьшается не только их длина (в среднем от 56 до 38% по отношению к общей длине всего луча), но и размах движений как в суставе первой фаланги, так и в межфаланговых суставах. Одновременно усиливается прочность пальца и его соединений, а также прогрессивно развиваются направляющие и тормозные приспособления на дистальном блоке метаподия (Манзий, 1953).

Большое значение при переходе к постоянной опоре на пальцы, на фаланги, принадлежит также прогрессивному развитию так называемых тугих суставов.

В отношении тугих суставов, или амфиартрозов, следует отметить, что в их формировании большое значение принадлежит не только типу опоры и массе тела, но и характеру рабочей нагрузки. Именно этим можно объяснить тот факт, что мы встречаем эти суставы и в конечностях пальце-, фалангоходящих, и у человека — в суставах как тазовой, так и грудной конечности.

Вопреки общепринятому взгляду о тугости внутрирядовых и некоторых межрядовых суставов в запястье копытных, у ряда представителей фалангоходящих установлено в таких суставах наличие фактической многоосности движений, размах которых может достигать (например, в наружном отделе запястья жвачных) 45°. Установлено также, что в тугих суставах большей нагрузке отвечает большая площадь суставных поверхностей, независимо от того, опорная это или силовая нагрузка.

Одной из наиболее типичных форм движения в амфиартрозах является тугое пружинящее вращение. При этом, как правило, другие движения или резко ограничены, или совершенно невозможны. Ярким доказательством наличия исключительно вращательных движений в ряде тугих суставов может служить одна особенность сочленения центротарсальной кости со второй-третьей тарсальной в предплюсне некоторых парнокопытных. Нами установлено, что у быка и гаура иногда сочленение в этом суставе сопровождается образованием округлого суставного шипа на проксимальной суставной поверхности T^{2+3}, которому — на сочленяющейся с нею дистальной поверхности центротарсальной кости — отвечает суставное углубление. Такой способ сочленения может обеспечить лишь вращательные движения в суставе, сходные с движениями колеса вокруг оси. Подобное сочленение мы наблюдали однажды также в пяточно-кубовидном суставе лошади с образованием в переднем отделе сустава нижнего шипа (на кубовидной кости) и верхнего углубления (на пяточной кости) (Касьяненко, 1952).

Особое значение при опоре и движении принадлежит тормозным и направляющим приспособлениям в суставах, причем у одних животных ведущим фактором формирования суставов являются силовые моменты (например, у стопо-пальцеходящих), у других — опорные (например, у фалангоходящих). Нами установлено, что наиболее вариабильны в суставах коротких костей всегда силовые отделы суставов, как подверженные непостоянному воздействию мышечных напряжений. Для фалангоходящих особое значение приобретают тормозные и направляющие приспособления, наивысшего развития достигающие в гинглимах (Касьяненко, 1950—1952).

Массе тела безусловно также принадлежит формирующее значение, определяющее не только характер суставного рельефа, но и относительные размеры костей. Так, например, установлено, что среди стопоходящих наименьшим индексом ширины обладают кости метаподия мелких форм (например, у мышевидных грызунов, землеройки) и наиболее уплощены и

укорочены кости метаподия крупных форм (например, у медведя, обладающего значительной массой тела) (Данилова, 1952—1953).

Изменение массы тела в процессе эволюции, равно как и в онтогенезе, оказывает влияние на характер строения и направление развития костей, суставов и мышц животных. Так, увеличение массы тела приводит к изменению пропорций между различными звеньями конечностей. На это впервые обратил свое внимание Грегори (W. K. Gregory, 1912), указавший, что даже в узком ряду копытных наиболее крупным формам (тяжелоходам) свойственна короткая ступня (стопа и кисть). У этих же животных Mt^3 и tibia уступают по длине бедренной кости, а Mc^3 и radius — плечевой кости.

Так, самым коротким автоподием обладает слон, у которого этот отдел конечности составляет лишь 12% длины грудной конечности в целом. В то же время у других наземных млекопитающих автоподий составляет не меньше 18 и до 39% длины всей конечности (Манзий, 1953).

Среди многочисленных суставных поверхностей многочленного запястья и предплюсны наиболее многообразны изменения именно межрядовых суставных поверхностей, принимающих тяжесть тела и противоудары от почвы. Если внутрирядовые (межкостные) сочленения претерпевают в процессе эволюции преимущественно количественные изменения, то межрядовые суставы изменяются главным образом качественно.

Интересна в этом отношении мысль, высказанная в свое время А. А. Борисяком. Сопоставляя межрядовые суставные поверхности запястья индрикотерия с его межкостными внутрирядовыми поверхностями, а также обобщая прежние свои наблюдения по изменчивости суставного рельефа, он приходит к выводу, что горизонтальные суставные поверхности более прогрессивны, поскольку на них при движении падает основная нагрузка. Суставы же, образуемые вертикальными фасетками, менее активны.

Под влиянием длительного статического (опорного) обременения суставов конечностей копытных при стоянии приобретается способность их гинглимов к своеобразному «запиранию» при помощи связок в максимально разогнутом состоянии (известное явление защелкивания в разогнутом состоянии таких суставов, как локтевой, тарсальный и некоторые другие). Таково же назначение костных и фиброзных экстенсорных упоров в предплюсне и других суставах копытных, а также тормозных уплощений и желобов в шаровидных проксимальных суставах конечностей (плечевом, тазобедренном) (Касьяненко, 1951—1954; Манзий, 1953; Данилова, 1952—1953).

Эти и другие, подобные им, суставные приспособления развиваются под влиянием увеличения массы тела и перехода к опоре на конечные фаланги в условиях длительной стато-динамической загрузки конечностей. Главной задачей этих приспособлений является максимальное освобождение мышц от активного участия в укреплении конечностей в разогнутом состоянии при пассивной опоре и при движении (автоматизация движений).

Масса тела влияет также на формообразование сосудов и интенсивность питания различных суставов и их отделов. Так, например, если у мелких парнокопытных оба отдела коленного сустава (внутренний и наружный) как в отношении их размеров, так и в отношении интенсивности их питания почти не отличаются друг от друга, то у крупных форм внутренний отдел сустава резко преобладает в этих отношениях над наружным (Мажуга, 1952—1953).

Для чтения функции сложных суставов большое значение имеет также знание соотносительной массы костей, участвующих в их образовании. Нами установлено, что между массой отдельных костей и силой испытываемой ими нагрузки существует прямая зависимость. Так, если у лошади пяточная кость по весу почти равна таранной, а центральная — вдвое

превышает по весу кубовидную (преобладание опорных моментов в построении стопы), то у такого крупного хищника, как лев, имеют место обратные соотношения, т. е. пяточная кость вдвое тяжелее таранной, зато центральная не уступает кубовидной (преобладание силовых, локомоторных моментов в построении стопы) (Касьяненко, 1950).

Заслуживают внимания в этом отношении более узкие весовые сопоставления в ряду копытных. Так, при сравнении веса пяточной и таранной костей у свиньи, быка и верблюда оказывается, что пяточная кость у них по весу преобладает и это преобладание может соответственно быть показано как $\frac{12-13}{10}$, $\frac{13-16}{10}$ и $\frac{16-18}{10}$. В то же время у лошади пяточная кость по весу равна таранной, т. е. то же отношение может быть показано как $\frac{10}{10}$. Если взять у тех же животных весовое отношение таранной кости к центротарсальному комплексу (*t. c., cub.*), то оказывается, что у свиньи, быка и верблюда оно может быть показано как $\frac{13-16}{10}$, в то время как у лошади оно составляет $\frac{25}{10}$.

Таким образом, в предплюсне лошади имеет место резкое преобладание массы утративших взаимную подвижность *Tal-t. c.-t*^{3}, с ведущим положением таранной кости, как единственной, обеспечивающей все движения в предплюсне. Наоборот, у парнокопытных явное преобладание на стороне пяточной кости, достигающее своего максимума у мозоленогих и минимума — у всеядных. Пяточная кость играет, как известно, ведущую роль в предплюсне парнокопытных в определении размаха внутрисуставных движений (пяточно-таранно-центротарсальный комплекс) (Касьяненко, 1952).

Значительное влияние на строение и взаимное положение звеньев конечностей оказывают условия статики животного. Об этом свидетельствуют те изменения, которые претерпевают конечности наземных позвоночных в процессе эволюции. Ведущую роль в эволюции млекопитающих сыграл переход от флексорной статики конечностей отдельных земноводных и рептилиеобразных предков к экстенсорной статике конечностей современных млекопитающих. Этот переход сопровождается усложнением строения костей суставов и мышц, усложнением их кровоснабжения и иннервации (Мажуга, 1952—1953).

При изучении онтогенеза суставных поверхностей установлено, что статика их в ряде суставов плода, особенно в дистальных звеньях, приближается к таковой предковых форм, обладавших иным типом опоры, и моделируется уже в постфетальном периоде. В этом периоде одни суставные поверхности уплощаются полностью или частично (как это происходит с некоторыми шаровидными или приближающимися к ним по форме поверхностями), другие разделяются межсуставными желобами на ряд более мелких (как это происходит с некоторыми плоскими суставными поверхностями коротких костей предплюсны и запястья).

Изменяется в постнатальном периоде развития также форма суставных поверхностей. Ряд специфических для некоторых суставов конечностей копытных уплощений, равно как и разделение первоначально единых (целостных) суставных поверхностей на изолированные фасетки, происходит уже после рождения животного.

Подобные изменения имеют место, например, в межрядовых суставах предплюсны лошади, образуемых таранной и особенно кубовидной костями. С возрастом, с приобретением конечностями опорной функции и включением их суставов в рабочую нагрузку, а также с увеличением массы тела животного изменяются не только соотносительные размеры костей и степень выраженности их связочно-мышечного рельефа, но и форма суставных поверхностей и характер взаимных сочленений.

Так, если у новорожденных парнокопытных объем движений в голеностопном суставе и в таранно-пяточно-центротарсальном суставе почти одинаков, то у взрослых животных в соответствии с различным характером опоры их конечностей объем движений преобладает в одном из трех основных суставов предплюсны, а именно: в голеностопном — у свиньи, в таранно-центротарсальном — у быка, в таранно-пяточном — у верблюда. При этом, если у взрослых мозоленогих объем движений в таранно-пяточном суставе превосходит в два раза таковой в голеностопном, то у всеядных мы наблюдаем противоположное отношение, что сближает последних с пальцеходящими. Значительный объем движений, допускаемый таранно-пяточным суставом у верблюда, способствует ножницеобразному складыванию тазовой конечности этого животного в пяточном суставе при лежании и увеличению размаха шага при беге.

С возрастом, параллельно нарастанию объема движений в том или ином суставе предплюсны, появляется несколько сменных осей движения в этом суставе; каждая из этих осей движения отвечает определенной фазе флексорно-экстенсорных и сопровождающих их вращательных движений.

При этом таранная кость парнокопытных, обладая тремя блоками, играет роль центрального мениска предплюсневого сустава, вокруг которого совершаются все основные движения, связанные как с отталкиванием тела от почвы, так и с выносом свободной конечности (Касьяненко, 1952).

В ряде суставов конечностей, особенно в многочисленных гинглимах, происходит дифференцировка сустава на статический и динамический отделы, возникающие и прогрессивно развивающиеся как с возрастом, так и в процессе эволюции при переходе к пальце- и фалангохождению. Степень выраженности статических приспособлений в таких суставах тем выше, чем меньше относительная площадь опоры стопы и кисти и, например, в ряду копытных прогрессирует от четырехпалых форм к однопалым формам (Касьяненко, 1952—1953; Манзий, 1952—1953; Абельянц, 1949).

Большое значение для понимания функции конечностей имеет соотношение плеч опоры и приложения силы, а также различия в объеме движений в смежных звеньях. Эти пропорции изменяются под влиянием приспособления конечностей к той или иной ведущей рабочей функции, к тому или иному способу передвижения (рытье, плавание, попеременное наступление конечностей, прыжки, лазание, летание) или в процессе приспособления к различной скорости передвижения. Так, например, у прыгающих (заяц, тушканчик) отношение пяточного отдела стопы к опорному составляет 1 : 7 (8, 9, 10), а то же соотношение у пищухи составляет всего лишь 1 : 4. Резкое выступание локтевого (пяточного) бугра у роющих и плавающих форм также свидетельствует об особой силовой нагрузке, падающей на кисть (стопу) этих животных при выполнении ими специфической работы. При сопоставлении объема движений в голеностопном суставе и движений, допускаемых самой предплюсной (внутрисуставные движения), выяснено, что в то время как у парнокопытных резко преобладает размах внутрисуставных движений[1] (около 90°), у крота, бобра и псовых объем этих движений падает до 20—25° при одновременном увеличении размаха движений в голеностопном суставе до 110—115°. Наконец, у копытных (лошадь) внутрисуставные движения сводятся в предплюсне к величине, близкой к нулю, при компенсаторном размахе движений в голеностопном суставе до 125° (Касьяненко, 1950).

Говоря о движениях в суставах и о размахе этих движений, необхо-

---

[1] Под внутрисуставными движениями в предплюсне (здесь и в последующем изложении) мы понимаем движения в суставах — таранно-пяточном и таранно(пяточно)-цетротарсальном (*calc.-tal.— t. c.; calc.-tal.— cub.*).

димо учитывать, что в ряде суставов, особенно в кисти и стопе, движения и изменение величины углов осуществляется не только путем скольжения, но и путем разрыва суставного контакта с весьма резким расхождением суставных поверхностей. В образующиеся таким образом объемистые полости и перемещается синовия, играя при своем смещении роль своеобразного гидродинамического буфера в одной из заключительных (флексорной или экстенсорной) фаз движения (например, у парнокопытных между кубовидной костью, точнее — кубовидным отделом центротарсальной кости, и смежными костями; у них же — между маллеолярной и пяточной костями) (Касьяненко, 1952).

В ряду одних и тех же по характеру опоры форм животных (например, копытных) в зависимости от скорости их передвижения резко различны соотношения в длине отдельных звеньев. Так, если у быстро бегающих форм (лошадь, олень, антилопа и др.) длина лопатки составляет лишь 17% длины всей конечности, но зато метаподий — 26%, то у медленно передвигающихся форм (носорог, бегемот, свинья, тапир и др.) длина лопатки составляет 30% длины конечности, а метаподий — всего 15%, т. е. у сопоставляемых форм эти отношения близки к обратно пропорциональным (Манзий, 1953). Вполне понятно, что размах (длину) шага, а отсюда — скорость передвижения, определяет удлинение звеньев свободной конечности и прежде всего — метаподия и зейгоподия.

Различная рабочая функция освобожденных от наземной опоры конечностей также должна отразиться не только на характере соотносительной длины отдельных звеньев конечностей, но и на структуре суставов и их органов.

Ярким примером такой зависимости может служить различие между приспособлением грудных конечностей к рытью и плаванию и приспособлением к лазанию. Так, если у плавающих и роющих, конечности которых во многих отношениях сходны между собой, длина лопатки составляет 38% длины всей конечности, а локтевая кость составляет по длине 184% лучевой, то у лазающих длина лопатки — всего 18% длины конечности, а локтевой — 115% длины лучевой кости.

К отличительным признакам роющих по сравнению с плавающими может быть отнесено удлинение вторых пальцевых фаланг их кисти, а также своеобразное устройство их запястья, приближающегося по характеру сочленений к гинглиму и обладающего триангулярным хрящом в лучезапястном суставе (Манзий, 1953).

Одним из ярких примеров формирующего влияния ведущей рабочей функции на скелет конечностей может служить изменение строения костей пясти у таких подземных роющих форм, как крот и тамандуа. Пястные кости этих животных резко укорочены и обладают, по сравнению с таковыми у прочих стопоходящих, наиболее высоким индексом ширины, равным 0,3—0,5 (у прочих стопоходящих — 0,06—0,15) (Данилова, 1952—1953).

Известное значение как фактор, формирующий кости и образуемые ими суставы, имеет также резкость нагрузки, падающей на суставы конечностей, например при приеме тяжести тела у прыгающих форм. Так, кости пясти и плюсны заячьих, обладая наименьшим индексом ширины (0,06), не только лишены обычной для других стопо- и отчасти пальцеходящих ладонной вогнутости, но приобретают, наоборот, ладонную выпуклость.

В противоположность роющим, которые обладают широкими и короткими пястными костями, прыгающим формам свойственен удлиненный метаподий, приспособленный к тугому пружинящему сопротивлению резкой нагрузке, принимаемой конечностями при прыжках (Манзий, 1949—1953).

В свое время Грегори (1912) впервые обратил внимание на значение

спиральной формы костей и их суставных поверхностей для прочности и подвижности соединений, для экономии мышечной энергии, «для предотвращения», по его выражению, «скольжения конечностей на почве».

Нами установлена такая зависимость между объемом и разнообразием движений предплюсны, с одной стороны, и степенью скошенности винта таранной кости, с другой. Эта зависимость заключается в том, что уменьшение объема внутрисуставных движений в предплюсне всегда сопровождается нарастанием скошенности винта таранной кости, ведущим к компенсаторному увеличению объема движений, а также количества осей движений в голеностопном суставе. Так, известно, что наибольшей скошенностью обладает винт таранной кости у однокопытных, предплюсна которых утратила вовсе заметные внутрисуставные движения. Взаимозависимы также положение и степень скошенности винта и головки таранной кости, что обеспечивает комбинированность движений в ее верхнем и нижнем суставах (Касьяненко, 1952).

Между характером опоры конечности и объемом движений в ее суставах также существует специфическая зависимость, заметная даже при сопоставлениях в узком ряду копытных. Так, среди фалангоходящих степень выраженности характеризующих их признаков возрастает с уменьшением количества пальцев от четырех до двух-одного и достигает своего максимума у однопалых форм. С падением роли нижнего амортизатора конечностей (я имею в виду пальцевой аппарат) резко возрастает значение верхних амортизаторов. Так, например, установлено, что если в коленном суставе четырехпалого копытного (свинья) объем добавочных (вращательных и аддукторно-абдукторных) движений составляет 10°, то с уменьшением количества пальцев до двух-одного объем этих движений (сопровождающих флексорно-экстенсорные движения) возрастает до 30°, т. е. увеличивается в три раза. К этому следует добавить, что существует обратная зависимость в отношении размаха движений в смежных суставах. Так, например, как это установлено для парнокопытных, при уменьшении размаха движений в тазобедренном и коленном суставах значительно увеличивается размах движений в суставах кисти и стопы (Абельянц, 1949; Касьяненко, 1952—1953).

Наряду со спиральной формой ряда костей и их суставных поверхностей, особенно важное значение в системе рессорно-пружинных приспособлений конечностей, что́ наиболее ярко выражено у копытных, приобретают встречные вращательные (спиральные) движения смежных звеньев скелета. Это характерно как для проксимальных, так и для дистальных звеньев конечностей. Примером таких встречных противоположных вращательных движений могут быть пронаторно-супинаторные движения бедра и голени, межфаланговые вращательные движения и др. (Касьяненко, 1950—1954).

Тесная зависимость существует также между объемом межкостных и межрядовых движений в многочленных запястье и предплюсне стопо-, пальцеходящих и некоторых копытных. Так, в запястье объем межкостных внутрирядовых движений нарастает сверху вниз, достигая своего максимума в межметакарпальных сочленениях. В то же время объем межрядовых движений, наоборот, увеличивается снизу вверх, достигая своего максимума в подвижном предплечье-запястном сочленении (Манзий, 1954).

Таким образом, здесь существует зависимость, которую вкратце можно сформулировать так: объем движений в межрядовых суставах тем больше, чем меньше он в межкостных внутрирядовых сочленениях тех же этажей, и наоборот. Та же закономерность характеризует суставы предплюсны, а именно: объем движений в межрядовых суставах предплюсны тем больше, чем меньше объем движений в межкостных внутрирядовых сочленениях, и наоборот.

Если говорить в этом отношении о копытных, то у одних животных такое преобладание падает на таранно-(пяточно)-центротарсальный сустав (большинство парнокопытных), у других — на голеностопный (всеядные, непарнокопытные). Максимума объем движений в голеностопном суставе достигает у однопалых форм, для которых характерна почти полная иммобилизация прочих суставов предплюсны (Касьяненко, 1952—1954).

Одомашнивание животных и искусственная среда, созданная для них человеком, также не могли не отразиться на строении их суставов.

Ярким примером подобных доместикационных изменений в суставах конечностей копытных может служить приобретение таких опорных сочленений в предплюсне лошади, как сочленение большеберцовой кости с пяточной (расширение опоры голени на предплюсну), плантарное сочленение пяточной кости с центральной и одновременно уменьшение площади плантарной опоры пяточной кости на кубовидную и кубовидной — на третью тарсальную, вплоть до полной утраты в отдельных случаях этой опоры (Касьяненко, 1950).

Эти изменения возникли, очевидно, не столько вследствие стойлового содержания лошади, сколько вследствие той большой дополнительной силовой нагрузки, которая падает на пяточную кость как рычаг силы, что, в свою очередь, приводит к разгрузке наружной грифельной кости (Mt^4) и способствует более совершенному центрированию тяжести тела на Mt^3 и распределению как тяжести тела, так и противоударов от почвы между костями предплюсны (Касьяненко, 1950).

Нами установлен факт наличия в пораженных шпатом суставах (хронический деформирующий артрит тарсального сустава) примитивного типа сочленений. Этот тип, характерный для диких предков современной лошади, лишь подтверждает важное значение приспособительных (прогрессивных) изменений в характере сочленений предплюсны домашней лошади. Последние вызваны повышенной силовой и опорной нагрузкой, падающей на суставы конечностей домашней лошади (тяжесть собственного тела плюс дополнительная эксплуатационная нагрузка, принимаемая конечностями) (Касьяненко, 1938—1950).

Повышенные требования к суставам при движении или опоре приводят в процессе эволюции не только к усложнению их строения путем усиления, ослабления или же появления новых органов, но и к их структурным преобразованиям.

Известно, что соответственно различному характеру нагрузки изменяется не только внешняя конфигурация кости, ее суставной и связочно-мышечный рельеф, но и внутреннее строение, в частности характер соотношения компактного и губчатого вещества. Нами установлено, что под влиянием неодинаковой силы и различного направления нагрузки (давления, натяжения), падающей на трубчатые кости конечности, соотношение в силе развития компактного и губчатого вещества кости изменяется в направлении усиления (утолщения) компактного вещества в местах наибольшей нагрузки. Так, например, третья плюсневая кость максимум нагрузки принимает на дорсо-медиальный отдел, чему отвечает наибольшая толщина компактного вещества в этом отделе кости и соответственно латеро-плантарное смещение костно-мозговой полости в направлении наименьшей нагрузки. При сопоставлении третьей плюсневой кости с третьей пястной оказывается, что соответственно более динамической нагрузке, падающей на первую, ее компактное вещество проксимально наиболее утолщено спереди (передний нажим при работе плантарных мышц), а не медиально, как это имеет место в более статически (опорно) загруженной третьей пястной кости (Касьяненко, 1950).

Различно также соотношение компактного и губчатого вещества и в прочих трубчатых костях конечностей соответственно неодинаковому характеру опоры и ведущей рабочей функции (особенно это относится к tibia и radius).

Другим примером ответной реакции суставов на повышенные требования может служить появление местных окостенений в менисках коленного сустава у ряда грызунов и насекомоядных, на тазовые конечности которых падает наиболее резкая или длительная, преимущественно опорная или локомоторная нагрузка (например: земляной заяц, белка, большая песчанка, хомяк, землеройка-бурозубка и другие) (Касьяненко, 1948).

У некоторых из этих форм, у которых особенно резкая нагрузка при прыжках падает на скакательный сустав (прыгающие с двуногой опорой), наблюдается также окостенение ахиллового сухожилия, напоминающее окостенения многих сухожилий мышц туловища и конечностей, подверженных особенно резкому натяжению (сопротивление на разрыв) у птиц (Касьяненко, 1949—1954).

Именно повышенными требованиями к коленному суставу следует объяснить появление местных окостенений в хрящевых менисках этого сустава у ряда млекопитающих. Такова, например, причина наличия переднего окостенения в медиальном мениске коленного сустава землеройки-бурозубки (Sorex aranaeus) (роющее животное) при отсутствии окостенений в менисках коленного сустава водяной землеройки (Neomys fodiens). Наличие окостенений в обоих менисках коленного сустава у водосвинки (капибара) является также следствием значительной длительной (сторожевой и связанной с питанием) загрузки тазовых конечностей этого крупнейшего современного грызуна (Касьяненко, 1948—1954).

Хрящевые мениски коленного сустава млекопитающих реагируют на увеличенную нагрузку не только появлением в них местных окостенений. У ряда млекопитающих они уже частично исчезают, образуя широкие центральные перфорации и сохраняясь лишь в виде краевых колец или полуколец, как это наблюдается, например, у ряда форм, мениски которых имеют местные окостенения. При этом происходит, хотя и частичный, но уже непосредственный суставной контакт между мыщелками бедренной и большеберцовой костей (Касьяненко, 1948—1949).

Наконец, у таких крупных (гигантских) форм, как слон, мениски коленного сустава вовсе отсутствуют и мыщелки большеберцовой кости конгруируют своими плоскими углублениями с выпуклыми мыщелками бедренной кости [2] (Мажуга).

Результатом повышенной нагрузки на суставы конечностей являются также особые органы синовиального аппарата, достигающие своей максимальной выраженности у копытных. К таким органам должны быть отнесены прежде всего производные синовиальной мембраны в виде отростков и складок. Эти производные или приобретают механическое значение своеобразных щеток, распределяющих синовию по суставным поверхностям, или играют роль пружинящих прокладок, выполненных жиром. Прокладки функционируют либо в крайних фазах флексорно-экстенсорных движений (например, крупные щетки ворсинок в верхних и нижних отделах суставной полости локтевого сустава свиньи), либо, вклиниваясь на значительное расстояние вглубь сустава, образуют своеобразную широкую краевую «диафрагму» (например, в межзапястном суставе свиньи) (Касьяненко, 1953; Манзий, 1953).

Роль эластических тормозов особого рода принимают на себя, наряду со связками и жировыми подушками, синовиальные мениски, на значение которых впервые обратил внимание П. Ф. Лесгафт. Именно с работой этих менисков связано прогрессивное развитие в суставах конечностей так называемых синовиальных углублений. Эти углубления, как местные «изъяны» суставного хряща, развиваются большей частью в местах проникновения в кость и выхода из кости сосудов и играют значительную роль в распределении синовии в суставе и в его работе. Излюбленным ме-

---

[2] Установлено при препаровке трупа индийского слона в январе 1955 г.

стом расположения синовиальных углублений являются гинглимы, особенно локтевой и предплюсневый суставы, испытывающие наиболее резкую нагрузку. Совпадающие синовиальные углубления конгруируют, как правило, в крайних фазах флексорно-экстенсорных движений, используя при этом синовию как сменный жидкий буфер, действующий в процессе своего смещения (Касьяненко, 1953).

Синовиальные углубления обычно расположены в местах наиболее длительных опорных или силовых нагрузок. Они встречаются в суставах не только копытных, но именно у них достигают наибольшего развития (повышенные требования к суставам конечностей со стороны массы тела в условиях длительной опоры и работы) (Касьяненко, 1953).

Известно, насколько в движениях животных велика роль позвоночника и вообще туловищного скелета, а также непосредственно связанного с ним тазового пояса. Тип опоры и характер постнатальных движений конечностей (особенно тазовых) накладывают свой определенный отпечаток на характер строения и движений позвоночника и грудной клетки, на различную степень выраженности и соотносительную длину отделов туловищного скелета.

Так, установлено, что у животных, передвигающихся исключительно прыжками (ряд грызунов), размах движений тазовых конечностей значительно увеличивается за счет позвоночника (движения в сагиттальной плоскости в поясничном отделе). При этом у них максимально взаимно сближены тазобедренный и крестцово-подвздошный суставы. Выяснено также (в отношении стопо-, пальцеходящих), что чем более острый угол образован тазом и позвоночником, тем больший размах движений приобретают конечности за счет позвоночника (Осинский, 1950).

Большое значение для понимания согласованных движений грудных конечностей и туловища имеют также место и характер их фиксации у туловища. К сожалению, эти вопросы остаются далеко еще не выясненными, а освещение их крайне необходимо для более глубокого представления о координированных движениях туловища и конечностей при перемещениях животного.

В результате сравнительно-анатомического, исторического и экспериментального изучения суставов конечностей млекопитающих мы имели возможность убедиться, насколько велико для понимания функции органов движения животных значение таких принципов эволюции, как установленный А. Н. Северцовым принцип фиксации фаз, как принципы смены и субституции функций и др.

О ведущем значении принципа фиксации фаз в эволюции конечностей млекопитающих свидетельствуют освещенные нами закономерности становления суставного рельефа и развития суставов в целом у млекопитающих на пути перехода их от стопо- к пальце-фалангохождению.

Образным примером смены функции может служить история преобразований tibiale externum (в стопе) и предпервого луча (в кисти) в ряду млекопитающих в связи с изменениями среды их обитания и образа жизни. Так, в эволюции tibiale externum мы наблюдаем три основных этапа.

1. Tibiale externum стегоцефалов и исходных прародительских форм млекопитающих — это самостоятельный, хорошо развитый компонент верхнего ряда предплюсны, участвующий в приеме и распределении нагрузки (тяжесть тела и противоудары) на многолучевую стопу, на конечность в целом.

2. Tibiale externum — самостоятельный, но рудиментарный, медиоплантарно размещенный компонент предплюсны современных стопо- и полустопоходящих млекопитающих. Основная в прошлом — опорная функция ее утрачена вовсе или почти утрачена. Зато приобретена новая ведущая функция — роль тугой пружины-амортизатора, включенной в медиоплантарный отдел суставной капсулы предплюсны и обеспечивающей, таким образом, «сустав» головки подвижной таранной кости с капсулой.

3. Tibiale externum утрачивает свою самостоятельность, сливаясь с центральной костью предплюсны, зато медиоплантарный отдел капсулы в месте обычного расположения tibiale externum уплотняется и, как бы заменяя последнюю, вступает в своеобразное сочленение с головкой таранной кости (у псовых). Здесь налицо пример субституции органов. Tibiale externum усилила центральную кость, войдя в ее состав, а ее роль принял на себя уплотненный отдел суставной капсулы.

Не менее ярким примером преобразований по принципу смены функций в процессе эволюции и приспособления кисти к различной опоре может служить история развития предпервого луча. Вот отдельные этапы его развития.

1. Praepollex — самостоятельный опорный луч в шести-семилучевой кисти.

2. Praepollex рудиментарен, но еще сохраняет опорное значение (современный лемминг).

3. Praepollex преобразуется в os falciforme у крота и, сменив функцию, способствует увеличению полезной площади кисти как роющего снаряда.

4. Praepollex сохраняется как двучленный хрящевой луч у бобра и, сменив функцию, активно способствует увеличению полезной площади кисти как плавательного снаряда.

5. Самостоятельный, но рудиментарный praepollex большинства современных стопоходящих, резко сменив функцию и вовсе утратив опорное значение, служит защитным образованием для проходящих по медиоволярной поверхности кисти сосудов и нервов.

Образным примером смены функции под влиянием изменения среды и условий нагрузки, падающей на конечности, могут служить также исторические преобразования топографии, строения и функции некоторых мышц конечностей. Так, например, подколенный мускул (m. popliteus) у отдаленных предков современных млекопитающих был типичным мускулом межкостного пространства голени, обеспечивавшим вращательные движения стопы за счет берцо-берцового сочленения, подобно подколенному мускулу современных низших позвоночных. У плацентарных млекопитающих этот мускул своим верхним концом переместился на дистальный эпифиз бедра. В связи с рудиментацией малоберцовой кости и усилением голени берцо-берцовое сочленение млекопитающих или становится малоподвижным, или вовсе утрачивает подвижность. Переместившись верхним концом на бедро, подколенный мускул обеспечивает вращательные движения стопы уже не в берцо-берцовом сочленении, а за счет бедро-берцового (коленного сустава). Особую роль этот мускул приобретает в работе коленного сустава, совершаемой в процессе его сложных сгибательно-разгибательных движений (Мажуга, 1955).

Вторым, не менее ярким примером смены функции может служить известный в литературе факт преобразования ряда мышц конечностей копытных в неутомимые мышцы-связки или просто связки. Это преобразование происходит либо путем превращения внутреннего перимизия в сухожильный тяж (m. biceps brachii), либо путем почти полного вытеснения мышечных волокон сухожильными (m. plantaris). Ряд мышц, обеспечивавших у предковых форм вращательные движения кисти за счет взаимного смещения костей предплечья, с утратой подвижности между последними утратил вовсе мышечные волокна и превратился в типичные связки (круглый и квадратный пронаторы).

Таким образом, наряду с костями, суставами и их связками, значительную перестройку в процессе эволюции при смене характера опоры и ведущей рабочей функции конечностей претерпевают скелетные мышцы. Так, при переходе к пальце- и фалангохождению, вместе с уменьшением объема движений в суставах пальцев и изменением требований к пальцевым мышцам, изменяется прежде всего характер их соотносительного разви-

тия. Так, например, соотношение между поверхностным и глубоким сгибателями пальцев изменяется в направлении значительного увеличения массы поверхностного сгибателя. Обратное соотношение имеет место у стопоходящих. Это объясняется тем, что на смену вонзающему действию когтей и постепенному переключению от опоры на пятку и пальцы — к опоре на пальцы и фаланги приходит непосредственная опора на конечные фаланги пальцев (Радиловская, 1953).

При исследовании суставов конечностей и допускаемых ими движений, особенно при экспериментальной проверке наших данных, мы обратили внимание на значительные потенциальные способности скелетных мышц к перестройке и на существо мышечного антагонизма.

Известно, что поперечнополосатые мышцы обладают спецификой высокоспециализированных активных органов движения в трех отношениях: во-первых, каждая мышца имеет определенные и неизменные точки прикрепления, во-вторых, каждая мышца обладает специфической иннервацией, наконец, то и другое совместно обусловливают третье и основное, а именно — специфическую для данного животного функцию мышцы, определяющую ее место среди мышц-синергистов и ее отношение к мышцам-антагонистам. Известно также утверждение ряда физиологов, будто специфика функции мышцы определяется спецификой ее иннервации.

Однако уже данные сравнительной анатомии и функционального анализа гомологичных скелетных мышц у различных позвоночных свидетельствуют о том, что одна и та же мышца может иметь в процессе эволюции разнообразные, порой резко отличные функции по сравнению с прежними, при сохранении той же иннервации. Так, подколенный мускул — о чем сказано уже выше — будучи первоначально мускулом межкостного пространства голени, изменил в процессе эволюции млекопитающих свое прикрепление и, переместившись проксимальным концом на бедро, приобрел новую функцию, сохранив ту же иннервацию (Мажуга, 1955).

Известно также что у однокопытных с редукцией первого луча и рудиментацией второго мышца, разгибающая и отводящая первый палец, все же сохранилась при наличии у них единственного развитого третьего опорного луча. По понятным причинам эта мышца, фиксируясь уже не на первом (совершенно утраченном), а на втором луче, и именно на головке неподвижного рудимента второй пястной кости, лишена возможности выполнять прежнюю функцию двух-трех мышц, в результате слияния которых она возникла. Об этой функции напоминает лишь сложное название мышцы (musculus extensor et abductor pollicis longus et brevis).

Существовало до последнего времени также убеждение, что мышца, утратившая связь с органом, на который она действовала, как правило, утрачивает функцию и атрофируется (например, при ампутациях на конечностях).

На экспериментальной базе нашего отдела на конечностях новорожденных щенков была произведена ампутация у одних — крайних (второго и пятого), у других — срединных (третьего и четвертого) лучей. При последующей проверке на живых оперированных животных и на трупах их оказалось, что приспособительную перестройку претерпели не только оставшиеся костные лучи и их мышцы, принявшие на себя дополнительную нагрузку в новых условиях опоры, но и мышцы ампутированных лучей (Радиловская, 1953).

Оставшиеся костные лучи подверглись двоякому изменению: во-первых, они заметно укоротились и в то же время увеличили свою массу и прочность за счет утолщения; во-вторых, они изменили направление своего роста, отклонившись нижними концами в сторону ампутированных лучей, как бы коррегируя тем самым площадь опоры лапы в целом. Подобно тому, как приспособительные изменения в суставах кисти и стопы (в отделе метаподия и пальцев) нарастают в процессе эволюции по степени выраженности снизу вверх, приспособительные изменения оставших-

ся лучей в опыте также наименее выражены в конечных фалангах пальцев и наиболее — в метаподии. Укорочение оставшихся костей метаподия происходит почти на 8%, а утолщение и увеличение массы — на 33—37%; в фалангах [3] соответственно — на 4—5 и 3% (т. е. фаланги чуть больше теряют в длине, чем приобретают в массе — в результате увеличения падающей на них нагрузки).

Еще более разительная перестройка происходит в мышцах ампутированных лучей, которые, будучи лишенными по ходу операции своих окончаний, а значит и функций, должны были бы (чего мы ожидали) атрофироваться. При последующей препаровке на трупах оперированных животных оказалось, однако, что межкостные и приводящие мышцы второго и пятого лучей после ампутации последних не только не атрофировались, но удлинили свои сухожилия за счет прилежащей соединительной ткани и нашли совершенно новое окончание на скелете. Такими новыми точками приложения силы этих мышц явились оставшиеся — в одних случаях третий и четвертый, в других — второй и пятый лучи. Но поскольку мышцы ампутированных лучей (например, третьего и четвертого) нашли новое прикрепление на обращенных к ним противоположных поверхностях оставшихся лучей, они приобрели и новую, диаметрально противоположную функцию, превратившись из приводящих и сгибателей в отводящие мышцы. Разводя в стороны оба срединных луча, они как бы компенсируют недостающую площадь опоры, характеризовавшую четырех-пятипалую кисть до операции.

Таким образом, при сохранении того же иннервационного аппарата, мышцы ампутированных лучей в новых условиях крепления становятся как бы своими же антагонистами [4].

Не атрофировались и сухожильные ветви общего пальцевого разгибателя к ампутированному второму и пятому лучам. Вплетаясь в оставшиеся сухожилия той же мышцы к третьему и четвертому лучам, эти сухожилия вследствие своего бокового положения приобретают дополнительную функцию, способствуя не только разгибанию, но и разведению оставшихся двух лучей.

Совершенно новую функцию приобретают также межкостные мышцы и соответствующие сухожилия общего пальцевого разгибателя при ампутации третьего и четвертого лучей. Межкостные мышцы этих лучей, получая новую фиксацию на втором и пятом лучах, превращаются из сгибателей в приводящие мышцы, а соответственные сухожилия общего пальцевого разгибателя вызывают не только разгибание, но и компенсаторное сведение второго и пятого лучей (Радиловская, 1953).

Конечно, далеко не все скелетные мышцы при повреждении способны к одинаковому восстановлению своей прежней функции или приобретению новой [5], но приведенные данные достаточно убедительно свидетельствуют о широких потенциальных возможностях скелетных мышц к смене функции под воздействием новых условий существования животного, вследствие чего происходит изменение как топографии, так и характера крепления мышц. Что касается иннервационного аппарата мышц, то он определяет не их функциональную специфику, а способность отвечать сокращением на раздражение, независимо от того, какой эффект при частной или групповой функции данной мышцы вызывает это сокращение.

Насколько это правило является общим, покажут дальнейшие наши опыты, но уже сейчас можно утверждать, что прежние представления о функциональной специфике иннервационных аппаратов скелетных мышц нуждаются в решительном пересмотре.

---

[3] Речь идет о ph^1 и ph^2; ph^3 при этом почти не изменяется.

[4] Явление «аутоантагонизма» было отмечено нами в 1974 г.

[5] Сухожилия пальцевых сгибателей, заключенные в сухожильные влагалища, не восстановились, а атрофировались.

В процессе эволюции аппарата движения перестраиваются не только органы этого аппарата, но и органы обеих генеральных систем, ведающих питанием и иннервацией органов движения, с которыми они тесно связаны.

Характерно, что крупные сосудистые ветви сосредоточены в отделах суставов, подверженных наиболее активному воздействию со стороны скелетных мышц. Так, например, в тарсальном суставе однокопытных выходы сосудистых каналов-синусов сосредоточены в латеро-плантарном отделе сустава, испытывающем наиболее резкую силовую нагрузку со стороны мышц, разгибающих сустав. Это ставит сустав в наиболее выгодные условия питания (Касьяненко, 1950).

Наши исследования показали, что суставы конечностей не только являются органами движения, но и играют важную роль органов сосудистой системы как пассивные «сердца», способствующие продвижению крови по венам (и, очевидно, по лимфатическим сосудам). При этом попеременно происходят насасывание и проталкивание, разные во времени, в смежных звеньях при движении.

Об этом свидетельствуют как топография и строение глубоких межмышечных и подсухожильных вен, так и результаты опытов. Нами выяснено, что при сгибании в колене тазовой конечности быка венозная кровь проталкивается в главный коллектор конечности — в наружную подвздошную вену, а при разгибании в том же суставе кровь насасывается из нижних отделов конечности, прекращая почти полностью свой ток по названному коллектору (Касьяненко, 1951).

В этом отношении большое значение принадлежит, очевидно, объемистым венозным синусам, сосредоточенным в тарсальном суставе копытных и наиболее развитым у однопалых форм (Мезенцев, 1955).

Общеизвестно также то значение, которое имеют для быстрого наполнения пережатых вен предплечья у человека попеременные флексорно-экстенсорные движения пальцев кисти, каждое из которых способствует проталкиванию крови по направлению к сердцу[6].

Специфические изменения в строении и отправлениях суставов конечностей при переходе от стопо- к пальце-фалангохождению влекут за собой адэкватные изменения в строении и отправлениях сосудистой периферии. На примере коленного и тарсального суставов убедительно доказано наличие таких изменений не только в магистралях, но и в их ветвях к органам сустава, и во внутриорганных сосудистых сетях. Установлено, что с явным преобладанием нагрузки на внутренний (опорный) отдел в коленном суставе непосредственно связано заметное преобладание его васкуляризации (количество сосудов, их суммарный диаметр, густота внутриорганных сетей) (Мажуга, 1953а).

В процессе исследования кровоснабжения стопы различных животных установлено, что количество магистральных кровеносных сосудов, участвующих в питании предплюсны, определяется характером силовой нагрузки на стопу. Выяснено, что у стопоходящих преобладают (по количеству и суммарному диаметру) поверхностные магистрали голени и стопы и наиболее васкуляризован латеро-плантарный отдел предплюсны. С переходом к пальце-фалангохождению, параллельно с уменьшением нагрузки на латеро-плантарный отдел стопы, происходит уменьшение количества идущих к нему дорсо-латерально поверхностных магистралей и прогрессивно развиваются новые глубокие магистрали, причем наиболее резко преобладает васкуляризация опорного медио-дорсального отдела предплюсны.

В то время как у стопоходящих преобладают передние суставные сосуды предплюсны (большой размах подошвенного сгибания), у копытных

---

[6] **Конечно, здесь играет роль и сокращение мышц.**

преобладают, наоборот, задние суставные сосуды предплюсны (большой размах тыльного сгибания).

Для питания коленного сустава стопоходящих характерно участие в нем также a. saphena. Однако эта артерия отсутствует у приматов и человека. Голень и стопа стопоходящих обладают наибольшим количеством артериальных магистралей, расположенных главным образом дорсально.

Установлено, что редукция передних сосудов голени и стопы сопровождает выпрямление конечности в открытом кпереди голеностопном суставе (при переходе к пальце-фалангохождению), а редукция задних сосудов голени сопровождает выпрямление открытого кзади коленного сустава (при переходе к двуногохождению).

У приматов и у человека также нарастает количество подошвенных суставных сосудов, без заметного уменьшения количества тыльных суставных сосудов, что связано, очевидно, с приобретением сводчатости стопы (Мезенцев, 1955).

Однако при сопоставлении стопы, коленного и других суставов конечностей человека с таковыми у животных воочию убеждаешься, что стопохождение стопохождению рознь, когда идет речь о вертикальном или горизонтальном положении тела при опоре и движении.

Вот почему невольно вспоминается одно замечательное в этом отношении место из сочинений А. Н. Радищева, которое я позволю себе процитировать: «...Хотя медведь становится на задние ноги, а обезьяны ходят и бегают на них, но сложение ног человеческих доказывает, что ему одному прямо ходить должно... Широкая его ступня, большой у ноги палец и положение других, с движущими ступню мышцами — суть ясное доказательство, что человек не пресмыкаться должен по земле, а смотреть за ее пределы» (А. Н. Радищев, «О человеке, о его смерти и бессмертии», 1941).

Таким образом, на примере коленного сустава, стопы и других суставов тазовой и грудной конечностей установлено, что отделы сустава, испытывающие большую функциональную нагрузку, обладают соответственно более интенсивной васкуляризацией, что с изменением характера опоры и ведущей рабочей функции конечностей соответственно изменяется и характер их кровоснабжения (Мажуга, 1953а; Мезенцев, 1955).

Эти и другие положения, развитые нашим научным коллективом в процессе функционального освещения структуры суставов конечностей млекопитающих, убеждают нас в своевременности и крайней необходимости критического пересмотра данных сравнительной анатомии и физиологии аппарата движения.

Без глубокого знания характера и направления приспособительных изменений суставного рельефа и связочного аппарата в процессе эволюции нельзя составить должного представления о сочетанной работе смежных суставов и о сложной функции мышц и их вспомогательных соединительнотканных образований.

Именно отсутствием целостного представления об органах движения в свете их неразрывной связи с прочими системами и с внешней средой в условиях естественной (биологической) эволюции можно объяснить ограниченность современных представлений о структуре, функции и эволюции костно-мышечной системы у современных млекопитающих вообще и у сельскохозяйственных животных в частности.

Идеалистическим взглядам ряда морфологов капиталистического Запада (Осборн, Любош, Шеффер и др.), проповедующим независимость отдельных признаков животных в их развитии и отрицающим или искажающим значение формирующего влияния среды и функции органов на их строение, советская морфология должна противопоставить изучение организма в свете его исторически сложившейся структурной целостности и диалектического единства формы и функции, организма и среды.

Долг советских морфологов — сделать все зависящее от них для глубокого морфо-физиологического обоснования изменений, протекающих в теле животного, с целью освещения путей направленного воспитания полезных качеств у сельскохозяйственных и промысловых животных нашей страны. Всестороннее изучение суставов человека и животных в норме имеет также большое значение для клиники. «...Выяснение нормальных соотношений между суставами, окружающими их частями и внешними влияниями,— писал П. Ф. Лесгафт,— имеет огромное значение для вопроса об этиологии болезней суставов». Почетной задачей морфологов является обоснование этиологии патологических процессов в суставах и других органах движения человека и животных, а также их восстановительной хирургии.

Литература

Абельянц Г. С., 1949. Коленный сустав некоторых домашних копытных. (Функциональный анализ) (дисс.), Киев.

Борисяк А. А., 1917. Остеология индрикотерия, Изв. Академии наук, VI серия, № 4.— 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии, АН СССР, М.—Л.

Везалий А., 1950. О строении человеческого тела, т. 1, АН СССР, М.

Вопросы иннервации суставов и костей, Тр. Казанск. ин-та ортопед. и травматологии, 1951.

Воробьев В. П., 1932. Анатомия человека, т. 1, Медгиз, М.

Данилова Е. И., 1952. Деякі дані про закономірності формоутворення і функції тугих суглобів кінцівок ссавців, Доповіді АН УРСР, № 5.— 1953. Рост и окостенение скелета конечностей в условиях экспериментально измененной нагрузки, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.

Долбня И. П. и Лесгафт П. Ф., 1897. Теория простых суставов. Изв. СПб. биол. лаборатор., т. II, вып. 2.

Зернов Д. И., 1938. Руководство по описательной анатомии человека, т. 1. Медгиз, М.

Касьяненко В. Г., 1935. Über einige Eigentümlichkeiten der Reduction der Ulna und Fibula beim Pferde, Anat. Anz., Bd. 79.— 1938. Про деякі особливості будови тарсального суглоба испаріона, копальних коней України і деяких сучасних диких однокопитних, Наук. записки Київськ. вет. ін-ту, т. I.— 1938а. По зачленування тарзального суглоба коня (Equus caballus Linne) і деяких багатопалих ссавців, там же, т. 1.— 1938б. Скакательный сустав лошади в свете ее биологической эволюции и доместикации (докт. дисс.). Казань.— 1940. Про особливості індивідуального розвитку деяких ергонтичних кореляцій в предплюсні коня, Наук. праці Київськ. вет. ін-ту, т. 3.— 1947. Аппарат движения и опоры лошади (функциональный анализ), Изд-во АН УССР.— 1948. Аналіз скелета заплесна деяких ссавців, Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, т. I.— 1948а. Про особливості спеціалізації колінного суглоба деяких ссавців, там же, т. I.— 1948б. О некоторых путях специализации суставов конечностей млекопитающих. Тез. док. н.-метод. конференции анат., гистол и эмбриол. зооветвузов. МВО СССР, М.— 1949. Про особливості будови та функції стопи Duplicidentata, Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, т. II.— 1949а. О некоторых особенностях эволюции и функции стопы млекопитающих, Тез. докл. V Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриол., Медгиз, Л.— 1950. До порівняльної анатомії і функції стопи ссавців, Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, т. III.— 1950а. Предплюсна лошади в сравнительно-анатомическом и функциональном освещении, Тр. Киевск. вет. ин-та, т. X.— 1950б. Функциональный анализ суставов тазовой конечности некоторых млекопитающих, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. V.— 1951. Опыт функционального анализа аппарата движения и опоры некоторых млекопитающих, Тр. V Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриол. в Ленинграде в 1949 г., Медгиз.— 1951а. О некоторых особенностях эволюции и функции стопы млекопитающих, там же.— 1952. Попытка синтеза некоторых внутрисуставных корреляций на примере суставов конечностей парнокопытных, ДАН СССР, Эволюцион. морфол., т. LXXXII, № 5.— 1952а. Вопросы частной физиологии аппарата движения сельскохозяйственных животных, Тр. Совещ. по биол. основам повышения продуктивности животноводства, Изд-во АН СССР, М.— 1953. Частная физиология органов движения млекопитающих как одна из актуальных проблем сравнительной морфологии, Зоол. жур., т. XXXII, вып. 4.— 1954. Актуальные вопросы частной физиологии органов движения млекопитающих, Тез. докл. на пленуме правления ВНОАГЭ, Л.

Климов А. Ф., 1950. Анатомия домашних животных, т. I.

Ковалевский В. О., 1873—1874. Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassification der fossilen Huftiere, Palaeontographica, XXII, Lief. 3—5.— 1948. Палеонтология лошадей.— 1950. Собрание научных трудов, т. 1, АН СССР, М.

Лесгафт П. Ф., 1881. О причинах, влияющих на форму костей, Тр. Об-ва русск. врачей.— 1882. О соединении костей между собой, СПб.— 1882. Лекции по анатомии человека, вып. 1.— 1897. О различных типах конечностей млекопитающих,

Изв. СПб. биол. лабор., т. II, вып. I.— 1897а. О значении толчков и сотрясений в организме человека и животных, там же, т. II, вып. 4.— 1905. Основы теоретической анатомии, т. I.
Мажуга П. М., 1952. Про кровопостачання суглобового хряща, Доп. АН УРСР, № 4.— 1953. Кровоснабжение коленного сустава наземных млекопитающих в свете его функции, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.— 1953а. Кровоснабжение коленного сустава в свете его строения и функции (канд. дисс.), Киев.— 1955. Подколенный мускул млекопитающих, Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 5.
Манзий С. Ф., 1949. Сравнительно-анатомический и функциональный анализ кисти млекопитающих (насекомоядные, грызуны, хищники) (канд. дисс.), Киев.— 1950. Загальні принципи будови і функції кисті деяких комахоїдних, гризунів та хижих, Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, т. III.— 1950а. Центральна кістка, як важливий функціональний компонент зап'ястя сучасних ссавців, там же, т. III.— 1951. Функціональний аналіз зап'ястя свині, там же, т. V.— 1951а. Praepollex млекопитающих в свете эволюции их конечностей, там же, т. V.— 1952. До питання про походження плоских горизонтальних зчленувань в зап'ясті копитних, Допов. АН УРСР, № 4.— 1952а. Роль зап'ястя в статиці грудних кінцівок деяких копитних, там же.— 1953. Вопросы эволюции кисти млекопитающих, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.
Мезенцев М. Ф., 1955. Кровоснабжение предплюсневого сустава млекопитающих в свете строения и функции их тазовых конечностей (автореф. канд. дисс.).
О приспособительных изменениях в суставах конечностей млекопитающих, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. IX, 1952, то же, т. XI, 1954, Ин-т зоол. АН УССР, Киев.
Осинский П. А., 1950. Тазобедренный сустав некоторых домашних млекопитающих (дисс.), Киев.
Радиловская Р. Г., 1953. Функциональный анализ пальцев некоторых млекопитающих, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5.
Северцов А. Н., 1949. Морфологические закономерности эволюции, Собр. соч., т. V.— 1950. Происхождение и эволюция конечностей, т. II, АН СССР.
Тимирязев К. А., 1949. Исторический метод в биологии. Избр. соч., т. III.
Тонков В. Н., 1951. Пути и задачи советской анатомии, Тр. V Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриологов в Ленинграде в 1949 г., Медгиз.— 1953. Учебник нормальной анатомии человека, т. I, Медгиз.
Чайковская И. О., 1952. Особенности суставного рельефа локтевого сустава некоторых стопо-пальцеходящих млекопитающих, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. IX.
Bonin G., 1937. Bemerkungen zur Einteilung der Gelenke. Über Amphiartrosen, Anat. Anz., Bd. 71, 21/22.
Braus H., 1921. Anatomie des Menschen, Bd. 1, Berlin.
Bruni A., 1925—1926. Snappgelenke, Anat. Anz., 60.
Fick R., 1904—1911. Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke.— 1931. Schnappgelenke, Morphol. Jb., Bd. 66.
Fischer O., 1906. Theoretische Grundlagen für eine Mechanik des lebenden Körper.
Gregory W. K., 1912. Notes of the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals, Ann. Acad. Sci., vol. XXII, No. 7, New York.
Ellenberger-Baum, 1943. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, 18. Aufl., Berlin.
Kadletz M., 1932. Anatomischer Atlas der Extremitätengelenke von Pferd und Hund.— 1937. Bewegungsweise des Tarsalgelenks des Pferdes, Arch. Tierheilkunde, 71.
Lubosch W., 1910. Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke.
Luchmann H., 1938. Besonderheiten der Gelenkflächen am Fusse von Ziege und Schaf, Gegenbaur's Morphol. Jb., Bd. 81, Hft. 3.
Nauck L. Th., 1927. Skelett der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere, Morphol. Jb., Bd. 57.— 1927a. Über Gelenke morphogenetische Einheiten und über Gelenkflächenrichtungen als Anpassungserscheinungen, ibidem, Bd. 57.— 1938. Extremitätenskelett der Tetrapoden, Hb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bolk, Göppert, Bd. 5.
Nopcsa F., 1930. Über die Orientierung Konvexoconkaver Gelenkflächen, Anat. Anz., 70.
Rauber-Kopsch, 1911. Lehrbuch der Anatomie, Abt. 2, IX. Aufl., Berlin.
Schäffer R., 1942. The origin of a mammalian ordinal character evolution, vol. 2, No. 2.— 1948. Notes on the origin and function of the Artiodactyl tarsus, Amer. Mus. Novitatis, No. 1356.
Scheunert A., Trautmann A., Krzywanek F., 1939. Lehrbuch der Veterinär Physiologie.
Schmaltz R., 1928. Anatomie des Pferdes, 2. Aufl., Berlin.
Stoss A., 1923. Anatomie und Kinematik der Gelenke der Pferdeextremitäten, Zschr. f. Anat., 69.
Strasser H., 1908. Lehrbuch der Muskel- und Gelenkmechanik, Bd. I, Berlin.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

ДВИЖЕНИЕ И ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ КОЛОВРАТОК

Л. А. ЗЕНКЕВИЧ и М. И. КОНСТАНТИНОВА

Биолого-почвенный факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

I. ВВЕДЕНИЕ

В течение многих лет при наблюдениях движения и двигательного аппарата различных групп беспозвоночных животных наше внимание привлекали коловратки исключительным разнообразием форм движения и рядом своеобразных черт двигательной функции [1].

Основной материал для настоящей работы был собран под Москвой (Болшевская биологическая станция МГУ и лаборатория Учинского водохранилища) в 1954 и 1955 гг. Дополнительный материал был получен у Белого моря в 1954 г. на Беломорской биологической станции МГУ. В последнем случае в таблицах отмечено место проведения наблюдений.

Хорошо понимая значение температуры для скорости движения коловраток, мы в данном случае его не учитывали. Наши наблюдения проводились при более или менее постоянной температуре, с колебаниями в пределах от 18 до 20°.

Все количественные показатели скорости и формы движения учитывались при помощи миллиметровой сетки с делениями в 1 и 0,5 мм. К сожалению, в этот раз мы не могли воспользоваться фотокиносъемкой, что предполагаем осуществить в ближайшее время.

Каждая исследуемая форма в подавляющем большинстве случаев подвергалась повторным наблюдениям, а в каждом отдельном случае мы стремились проводить 20—30 отсчетов и брали среднее из них. Только иногда, при отсутствии материала, мы ограничивались одной серией наблюдений.

Для того чтобы детальнее разобраться в осуществлении движения у коловраток, необходимо остановить внимание на ряде анатомических особенностей этой своеобразной группы первичноротых животных.

Малые размеры тела. Если не считать нескольких примеров резкого отклонения от средних размеров тела в ту или другую сторону (Asplanchna, Ascomorpha), колебания длины коловраток укладываются в пределы от 60—80 до 500—600 μ, т. е. примерно 10-кратные. Если учитывать и крайние отклонения (от 40 до 1500 μ), то и тогда колебания размеров не выходят за пределы 50—60-кратных. Таким образом, колебания размеров коловраток меньше, чем инфузорий и турбеллярий, и полностью укладываются в колебания размеров инфузорий.

[1] Авторы пользуются случаем выразить глубокую признательность руководству Болшевской и Беломорской биологических станций МГУ и лаборатории Учинского водохранилища за предоставление рабочих мест, а также А. С. Богословскому, Б. В. Властову, А. В. Францеву и Н. А. Перцову за постоянную и деятельную помощь в работе.

З н а ч и т е л ь н а я т е г м а т и з а ц и я т е л а и о л и г о м е р и з а ц и я и л о к а л и з а ц и я о р г а н о в. Обычно тело коловраток может быть подразделено на голову, туловище и ногу. Основной орган движения — коловращательный аппарат — локализован на переднем крае головы. Очень характерно для коловраток образование ноги — весьма оригинального и крайне многообразного морфологически и функционально органа движения. Олигомеризация внутренних органов: кишечника, гонады, нефридиев — достигает высокой степени. Транспортные системы (Зенкевич, 1944) находятся на весьма высоком уровне.

П р о ч н ы е к у т и к у л я р н ы е п о к р о в ы, иногда образующие панцырь, часто с многочисленными шипами и выростами. Иногда кутикулярные выросты подвижно сочленены с покровами тела и могут представлять собой дополнительные органы движения. У многих прикрепленных форм гиподерма выделяет своеобразные студенистые, слизистые или плотные чехлики, или домики, иногда включающие в себя чужеродные тела.

О б ш и р н а я п е р в и ч н а я п о л о с т ь т е л а, заполненная жидким содержимым с большим количеством довольно разнообразных форменных элементов.

Р а с п а д е н и е к о ж н о - м у с к у л ь н о г о м е ш к а н а с и с т е м у о т д е л ь н ы х м ы ш ц, в значительной степени, а иногда целиком поперечнополосатых.

В ы с о к о д и ф ф е р е н ц и р о в а н н а я н е р в н а я с и с т е м а, характеризующаяся большим числом ганглиев, помимо церебрального, значительной их разбросанностью по телу и большим числом нервных тяжей. Значительное развитие получили у коловраток органы осязания и других чувств.

Все эти особенности могут характеризовать коловраток как организмы, получившие многие черты высокой организации в процессе эволюции самой группы. Коловраток по уровню организации среди смежных групп можно в какой-то мере сравнить с инфузориями среди простейших. Обе группы прошли сложный путь эволюционного развития и биологических приспособлений и достигли высокой степени организации в ряде признаков, обогнав не только смежные группы, но и ряд групп, стоящих вообще выше них в эволюционном ряду беспозвоночных.

Обе группы при этом не послужили основой для эволюционного развития производных групп, которые могли бы заимствовать от них эти более высокие особенности организации.

Возможно, что причина этого — именно в высокой специализации, проявляющейся во всех деталях морфо-физиологического облика, вплоть до резко выраженного детерминативного развития, особенностей клеточного состава и малого числа клеток. Все эти свойства тесно связаны при этом с малыми размерами, коловращательным аппаратом как основным органом движения, сильной специализацией мускулатуры.

Учитывая все вышесказанное, можно понять развитие у коловраток исключительных по разнообразию форм движения, чего не смогла достигнуть ни одна другая группа животных, включая и позвоночных.

Коловратки имеют три основные формы двигательного поведения во внешней среде — плавание, ползание и неподвижное существование, с чрезвычайным разнообразием каждой формы движения и комбинаций между ними.

Исходной формой движения коловраток, как, впрочем, и всех других групп животных, следует считать движение по твердому субстрату — ползание. От этого типа движения коловратки разными путями переходили к плаванию и к неподвижному существованию. Ползание у коловраток осуществляется двумя основными способами — очень широко распространенным у них шагающим (пяденичным) передвижением и скольжением по субстрату.

Очень многие формы, обладающие способностью к ползанию и сколь-

жению, являются также и хорошими пловцами. Держась у дна, скользя по нему при помощи коловращательного аппарата и обшаривая таким образом дно в поисках пищи, они обычно придерживаются за дно кончиками ноги, но могут скользить по дну и обшаривать его, держа ногу вверх. Они могут также, держась кончиками «пальчиков» за дно, совершать повороты в различные стороны (рис. 1).

Своеобразную форму комбинации неподвижного существования с плаванием дают колониальные коловратки — каждая отдельная особь существует в прикрепленном состоянии, вся же колония в целом передвигается плавая. Довольно обычно у коловраток скользящее движение по субстрату при помощи коловращательного аппарата.

Очень своеобразно встречающееся у нотомматид (Copeus) скольжение по субстрату при помощи специализированного участка коловращательного кольца, образующего направленный назад брюшной вырост.



Рис. 1. Поисковые движения трихоцерки при скольжении коловращательным аппаратом или ногой по субстрату

Наибольшее количество коловраток обладает способностью плавать, причем у многих из них это движение чередуется с ползанием, но у ряда других способность к ползанию утеряна, передвижение осуществляется только плаванием и иногда сопровождается редукцией ножного отдела тела.

Плавание коловраток иногда усложняется дополнительными приспособлениями. Одним из таковых является наличие особых придатков, дающих возможность коловратке осуществлять резкий прыжок (Triarthridae, Scaridium и др.).

Плавание подавляющего большинства коловраток сопровождается вращением вокруг оси тела, и в таком случае движение происходит по винтовой линии. Особый интерес вызывает способность одной и той же коловратки при плавании вращаться (при преобладающем вращении вправо) и вправо, и влево и плыть некоторое время без вращения. Представители одного семейства (Asplanchnidae) плавают, совсем не совершая вращательного движения вокруг оси тела. Многие плавающие формы, плывя у дна или у поверхностной пленки, также передвигаются не вращаясь, иногда придерживаясь концом ноги за субстрат и скользя по нему.

Как и в первой нашей работе (Зенкевич, 1944), мы широко используем показатели относительной скорости движения, т. е. отношения проходимого в 1 сек. расстояния к длине тела.

Необходимо признать, что методика, примененная авторами, крайне примитивна. В стороне остались детали строения и дифференцированного действия коловращательного аппарата, а также не учитывались особенности строения мускулатуры тела. Все это должно быть учтено в дальнейших исследованиях. Но более всего необходимо применение микрокинофотосъемок, которое сможет раскрыть интимные стороны двигательного поведения коловраток.

Отдельные упоминания о характере и скорости движения у коловраток многочисленны и разбросаны по отдельным работам, посвященным этой группе. Мы не считали целесообразным давать литературный обзор всех этих отдельных сведений — это потребовало бы много места и для основ-

ного материала настоящей работы дало бы очень мало. В том разрезе, в котором проведено настоящее исследование, специалисты по коловраткам наблюдений не вели.

II. ХАРАКТЕРИСТИКА ДВИЖЕНИЯ И ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ КОЛОВРАТОК

Мы не имеем возможности исчерпать все многообразие движений у коловраток и в настоящем очерке коснемся только некоторых семейств или родов, выбранных в значительной степени произвольно.

1. Семейство Asplanchnidae

Нам пришлось наблюдать движение у трех видов рода Asplanchna [A. priodonta Gosse, A. brightwelli Gosse и A. herricki (de Guerre)] и одного вида рода Asplanchnopus (A. multiceps Schrank), а также движение самца Asplanchna sieboldi Leydig.



Рис. 2. Основные направления токов воды в поле действия коловращательного аппарата аспланхнид при плавании

Прежде всего нас поразил тот факт, что за редкими исключениями и в противоположность всем прочим коловраткам (во всяком случае тем, с которыми мы имели дело), представители данного семейства совершенно лишены вращательного движения и обладают прямолинейным движением. Это тем более кажется удивительным, что, в противоположность очень многим коловраткам, у аспланхнид отсутствуют какие-либо придатки-стабилизаторы, препятствующие вращательному движению, так же, впрочем, как и способствующие ему. Не видели мы у них и никаких особенностей в строении коловращательного аппарата, которые разъяснили бы нам их способность удерживать при движении постоянную ориентацию тела. Частицы, попадающие в сферу коловращательного аппарата, устремляются в трех основных

Таблица 1

Название вида	Пол	Длина тела в μ	Скорость движения абс., μ/сек	Скорость движения относ.
Asplanchna brightwelli	♀	738	1250	1,7
» »	»	450	1000	2,2
A. herricki	»	650	368	0,6
» »	»	648	625	0,9
» »	»	540	752	1,4
» »	»	350	350	1,1
» »	»	342	320	0,9
» »	»	272	268	1,0
A. priodonta	»	1098	637	0,6
A. sieboldi	♂	378	600	1,6
Asplanchnopus multiceps	♀	702	380	2,0
» »	»	630	1250	2,0

направлениях (рис. 2). Эти токи могут как будто быть стабилизаторами тела, но подобного же типа токи образуются и у многих других коловраток, совершающих вращательные движения. Таким образом, мы затруд-

няемся сказать, почему аспланхниды столь резко выделяются среди других коловраток особенностями движения.

В табл. 1 приведены основные показатели скорости движения указанных выше пяти представителей аспланхнид.

Таким образом, относительная скорость движения аспланхнид колеблется в пределах от 0,6 до 2,2, причем при увеличении размеров тела у особей одного и того же вида абсолютная скорость движения обычно возрастает, а относительная падает; индивидуальные отличия очень значительны. Из четырех рассмотренных видов наиболее быстро движутся A. brightwelli и Asplanchnopus multiceps (относительная скорость около 2), слабее A. herricki (относительная скорость около 1) и медленнее всего — A. priodonta (относительная скорость 0,6).

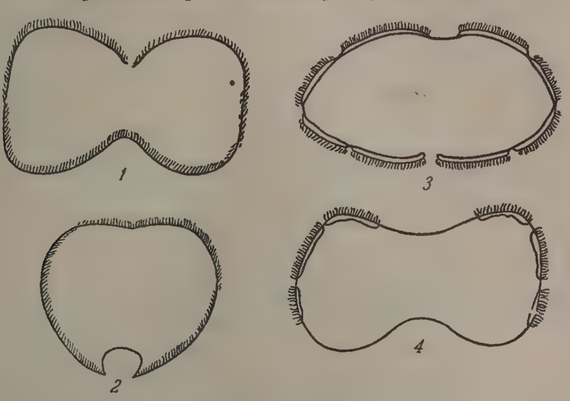


Рис. 3. Общая форма коловращательного аппарата аспланхнид

1 — Asplanchna priodonta, 2 — A. herricki, 3 — A. brightwelli, 4 — Asplanchnopus multiceps

Громадное многообразие строения коловращательного аппарата коловраток, даже в пределах одного рода, можно видеть на примере аспланхнид (рис. 3). У A. brightwelli мерцательная кайма располагается почти по всему коловращательному кругу, на четырех валиках с каждой стороны с маленькими перерывами. У A. multiceps мерцательная кайма занимает немногим более половины всего круга, по три валика с каждой стороны. У A. herricki мерцательный шнур сплошной и только на спинной стороне образует глубокую выемку; и, наконец, у A. priodonta коловращательный аппарат широкий двулопастный, и каждая боковая лопасть, отделенная от другой спинной и брюшной глубокими выемками, состоит из двух частей — спинной и брюшной. Своеобразной особенностью быстро тормозить движение обладают самцы A. sieboldi. Быстрым движением они втягивают головной конец, выпячивают спинной и два боковых больших выроста и моментально останавливаются.

2. Семейство Notommatidae

К этому семейству, в соответствии с Ремане (A. Remane, 1933), мы относим из наших объектов роды Copeus, Scaridium, Monommata и Cephalodella.

Monommata longiseta Müll. (у Е. С. Неизвестновой-Жадиной — M. orbis). Первой мы рассмотрим эту форму, так как у нее также отсутствует при движении вращение тела вокруг собственной оси. Наблюдения над M. longiseta проведены нами на Белом море и под Москвой. При плавании эта коловратка стабилизирует положение тела длинными

«пальчиками» ноги, выполняющими также роль бокового руля и руля глубины. При этом левый, меньший, «палец» направлен вверх, а правый, больший,— вниз (рис. 4). Раздвинув «пальчики», коловратка противодействует вращательной силе.

M. longiseta обладает еще одной способностью, сближающей характер ее движения с таковым Scaridium, а именно: она может быстро прижимать ногу с «пальчиками» к брюшной стороне тела и затем так же быстро выпрямляться, совершая при этом прыгательное движение.

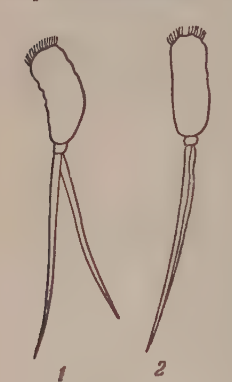


Рис. 4. Положение ноги у Monommata longiseta

1 — с боковой стороны (противодействие вращению), 2 — нога — боковой руль (вид сверху)

При плавании, поворачиваясь вправо и влево, а также вниз и вверх, M. longiseta может изгибать переднюю часть тела в соответственную сторону, помогая повороту. Показатели скорости движения беломорских и московских мономмат даны в табл. 2.

S c a r i d i u m. Два вида, с которыми мы имели дело [S. longicaudum (Müll.) и S. eudactylotum Gossel], движутся весьма сходным образом, и скорости у них тоже сходны (табл. 3). Плавая в воде, они обычно вращаются вправо, совершая один оборот в 3 сек. (S. longicaudum) или в 2 сек. (S. eudactylotum). Плывя у дна или у поверхности пленки, скаридиумы придерживаются концами «пальчиков» за них и тогда не вращаются. Свободно плывя, они тоже могут некоторое время не вращаться. Скаридиумы могут также, подобно трихоцеркам, совершать покачивание вправо и влево, не вращаясь. Трихоцерки делают это покачивание спокойно, скаридиумы рывком — они как бы начинают вращаться вправо, но, пройдя примерно треть круга, быстро, толчком возвращаются в исходное положение. Скаридиумы совершают также прыгательные движения защитного характера — они быстро подгибают ногу к брюшной стороне

Таблица 2

Место наблюдений	Длина тела в μ		Скорость движения		
				относ.	
	без ноги	с ногой	абс., μ/сек	без ноги	с ногой
Москва	90	250	300	3,4	1,2
Белое море	150	350	330	2,2	0,9

Таблица 3

Название вида	Длина тела в μ	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.
Scaridium longicaudum	332	220	0,66
» »	342	240	0,7
S. eudactylotum	495	250	0,5
» »	540	280	0,51
» »	450	210	0,46
» » (при прыжке) . . .	450	до 6000	13,2
Cephalodella gibba (Ehrbg.)	90	353	3,9

тела и быстро ее выпрямляют, делая скачок в бок (рис. 5). Продолжительность этих прыжков — доля секунды, примерно четверть ее; длина прыжка не превышает 1 — 1,5 μ.

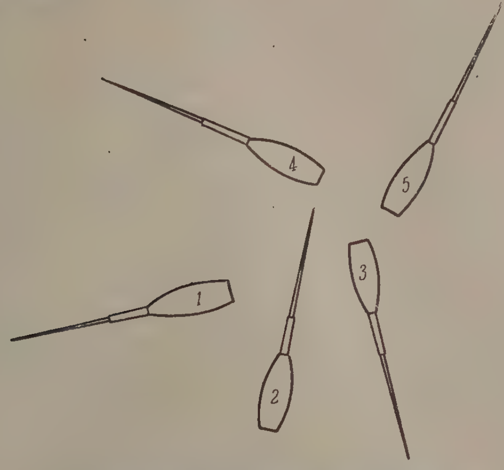


Рис. 5. Изменение в положении тела у скаридиумов при последовательных прыжках (*1—5*)

Copeus. Коловраток этого рода можно было бы противопоставить аспланхнидам, как только ползающих, если бы изредка (по крайней мере, C. labiatus) и на короткий отрезок времени они не переходили к плаванию. Сходство их с аспланхнидами в том, что при плавании они так же, как и Monommata, не вращаются. Копеусов правильнее было бы

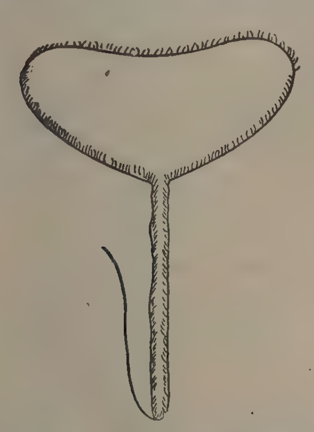


Рис. 6. Коловращательный аппарат Copeus centrurus с брюшной стороны

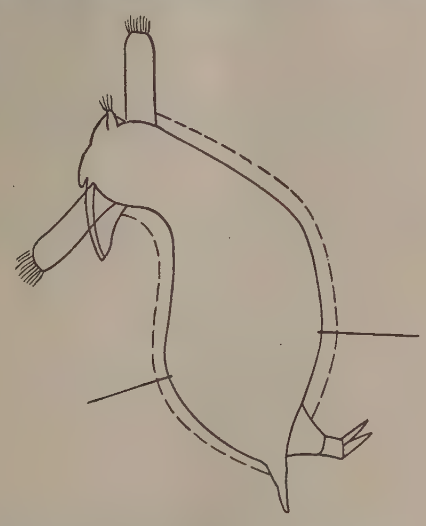


Рис. 7. Copeus centrurus в начальный момент плавания с выброшенными «ушками»

Штриховая линия показывает край слизевого чехла

называть не ползающими, а скользящими. Их коловращательный круг на брюшной стороне вытянут в длинный брюшной вырост с двойным рядом ресничек, направленный назад и помещающийся на губообразном выросте тела (рис. 6). Коловратка скользит на этом выросте, как на коньке. Для всех копеусов это основная форма движения. У C. centrurus мы наблюдали и плавание. Коловратка выбрасывает по бокам головы два

длинных, равных ширине головы «ушка» (рис. 7) с сильным мерцательным органом на конце. Расправив «ушки» и приведя в действие мерцательные пучки на их концах, коловратка пускается вплавь. Таким образом, коловращательный аппарат копеусов состоит как бы из трех частей: нормального мерцательного круга, брюшного мерцательного выроста и мерцательного органа на «ушках». Плавая, копеусы, как и асплан-

Таблица 4

Название вида	Способ движения	Длина тела в μ	Скорость движения	
			абс., μ/сек	относ.
Copeus centrurus (Белое море)	Ползание	900	173	0,2
Copeus centrurus (Москва)	Плавание	612	588	1,0
» » »	Ползание	612	200	0,3
» » »	»	570	180	0,3
C. spicatus (Белое море) .	»	1500	140	0,09
» » » » .	»	1200	150	0,12

хниды, не совершают вращательного движения, однако к плаванию они прибегают очень редко. У C. spicatus Gosse мы его не наблюдали совсем, у C. labiatus Gosse отмечали очень редко и только у некоторых экземпляров.

Во время ползания (или, вернее, скольжения) по грунту коловращательный аппарат и «конек» прижаты к субстрату, а нога скользит по нему.

В табл. 4 приведены данные, характеризующие скорость движения копеусов.

Как можно видеть из приведенных в табл. 4 чисел и из рис. 8, с увеличением размеров тела копеусов падает и абсолютная и относительная

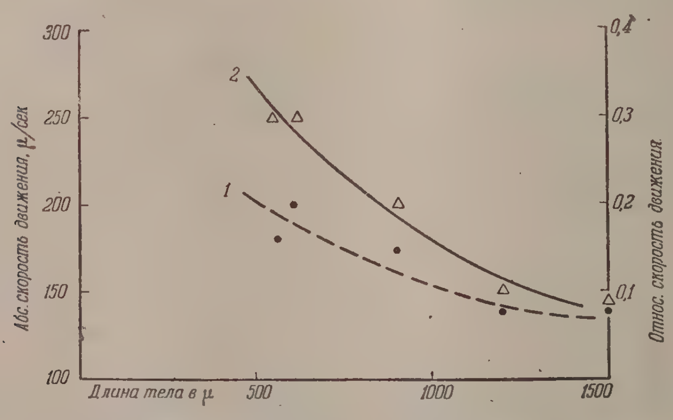


Рис. 8. Изменение абсолютной (1) и относительной (2) скорости скользящего движения Copeus с изменением размеров тела

скорость скользящего движения, причем относительная скорость уменьшается значительно сильней (в три раза), чем абсолютная (только на на 30%).

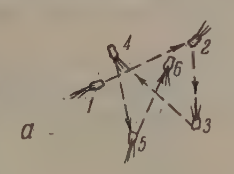
Остается еще упомянуть мелкую коловратку Cephalodella gibba (Ehrbg.), имеющую размеры 90 μ, абсолютную скорость движения 353 μ/сек и относительную скорость 3,9.

3. Семейство Synchaetidae

В нашем материале к этому семейству относятся роды Polyarthra (один вид), Filinia (Triarthra) (два вида) и Synchaeta (четыре вида).

Polyarthra и Filinia — типично пелагические коловратки, характеризующиеся наличием в передней и средней части туловища особых придатков. Коловратки быстро ими взмахивают и обратным движением совершают гребной удар. Быстрота этих движений столь велика, что за ними почти невозможно уследить глазом. Длительность каждого взмаха и удара — не более $1/4$ сек. Прыжки, свойственные триартридам, однако, имеют не общедвигательный характер, а часто защитный — к ним коловратка прибегает, наталкиваясь на других животных или на какие-либо препятствия. Если этого нет, триартриды прыжков не делают.

Прыжки у P. platyptera Ehrbg. и F. longiseta (Ehrbg.) различны по длине (рис. 9). Длина прыжков филинии обычно равна 4—5 длинам тела, а у полиартры достигает 30—35 длин тела, хотя обычно меньше. Все синхетиды плавая совершают вращение вокруг оси тела и двигаются по винтовой линии; при этом вращение совершается в правую сторону, как и у подавляющего большинства коловраток. Однако они могут плыть, не вращаясь, или даже вращаться в обратную сторону — влево. Следует отметить, что полиартра может изменять кривизну винтовой линии — при более быстром движении линия становится круче и диаметр витков больше. Отмеченные нами скорости движения приведены в табл. 5.



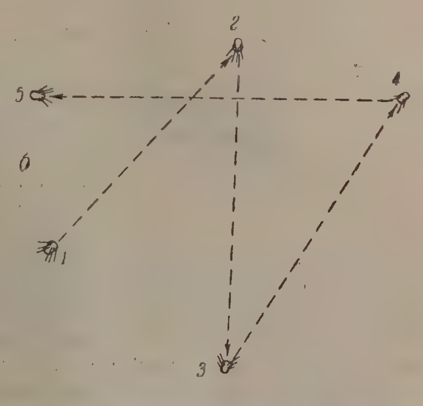


Рис. 9. Изменения положения тела при последовательных прыжках (*1—5*) у Filinia longiseta (*а*) и Polyarthra platyptera (*б*)

Таблица 5

Название вида	Длина тела в μ	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.
Polyarthra platyptera	133	480	3,67
» »	150	440	3,18
» » (при прыжке)	144	18400	128,0
Filinia longiseta	144	533	4,0
» »	150	440	3,18
» »	126	717	5,7
» »	146	580	3,9
» » (при прыжке) . .	146	3000	20,0
F. brachiata	108	440	4,1

При слабом движении у P. platyptera обычно винтовая линия очень растянута, при быстром становится сжатой, но иногда и при медленном

движении коловратка может делать частые обороты. Движение, проделываемое P. platyptera, очень схоже с движением Keratella cochlearis (см. соответствующие рисунки), только винтовая линия у K. cochlearis имеет несколько больший диаметр — от 100 до 300 μ, а у P. platyptera — 90—250 μ. Полный поворот по винтовой линии P. platyptera делает за время от 1,14 сек. — при растянутом «винте» — до 2,28 сек. — при крутых оборотах. У F. longiseta один оборот занимает 1,9 сек., у F. brachiata — 2,5 сек., при диаметре витка у первой — 125—150 μ, а у второй — 150—200 μ.

К роду Synchaeta в нашем материале относятся S. oblonga Ehrbg., S. tremula Ehrbg., S. grandis Zach. и S. pectinata Ehrbg. Показатели их скорости движения даны в табл. 6.

Таблица 6

Название вида	Длина тела в μ (с ногой)	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.
Synchaeta oblonga	216	625	2,9
S. tremula	171	1250	7,3
S. grandis	306	1300	4,2
S. pectinata	400	800	2,0

И в данном случае мы наблюдаем уменьшение скорости движения с увеличением размеров тела. Увеличение размеров тела в 2,5 раза соответствует уменьшению относительной скорости движения в 3,7 раза. Все синхеты могут в течение короткого времени вращаться и влево.

У S. pectinata и S. tremula винтовая линия настолько вытянута, что кривизна ее почти незаметна для глаза. У S. grandis диаметр витка равен 100—150 μ, а у S. oblonga он достигает 400—500 μ.

4. Семейство Trichocercidae

Из этого семейства у нас есть материал по пяти видам рода Trichocerca — T. elongata (Gosse), T. cylindrica (Imhof), T. bicristata (Gosse), T. carinata (Lamarck) и T. longiseta (Schr.) и двум видам рода Diurella — D. stylata Eyferth и D. tenuior (Gosse).

По T. cylindrica имеются данные и с Белого моря, по всем остальным — только из Подмосковья. Данные по скорости движения всех семи видов даны в табл. 7, а сопоставление скорости движения и размеров тела — на рис. 10. В общем при уменьшении размеров тела относительная скорость движения значительно возрастает, а абсолютная остается почти на одном уровне.

Для всех представителей семейства Trichocercidae характерно при движении в основном вращении по оси тела вправо, иногда влево; но в течение короткого срока они могут двигаться прямолинейно, без вращения. Наиболее характерная особенность движения трихоцерцид — это плавание с покачиванием тела вправо и влево. В отличие от скаридиумов, трихоцерки покачиваются плавно: амплитуда раскачивания — 120—150°. Покачивание совершается несколько быстрее, чем вращение. Винтовая линия очень сильно вытянута, и диаметр ее витков не превышает 100 μ.

Форма винтовой линии движения значительно варьирует — иногда витки сильно растянуты, иногда сжаты. Один оборот тела вокруг оси занимает от 0,75 (T. cylindrica) до 2,5 сек. (T. longiseta).

При плавании трихоцерки, так же как и диуреллы, совершая обороты по винтовой линии, расположены спинной стороной наружу от окружности.

Таблица 7

Название вида	Длина тела в μ (без ноги)	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.
Trichocerca elongata	252	700	2,8
T. cylindrica (Подмосковье) .	168	641	3,8
„ „ (Белое море) . .	300	460	1,5
T. bicristata	252	700	2,8
T. carinata (в плавании) . . .	144	417	3,0
„ „	162	570	3,5
„ „ (держась ножкой за дно)	144	166	1,2
T. longiseta	234	560	2,0
Diurella tenuior	126—162	285—390	2,0—2,7
„ „	108	497	4,6
D. stylata	124	833	7,0

Как видно из табл. 7, движение мелких диурелл значительно быстрее, чем трихоцерк, и у D. stylata относительная скорость достигает высокого показателя — 7.

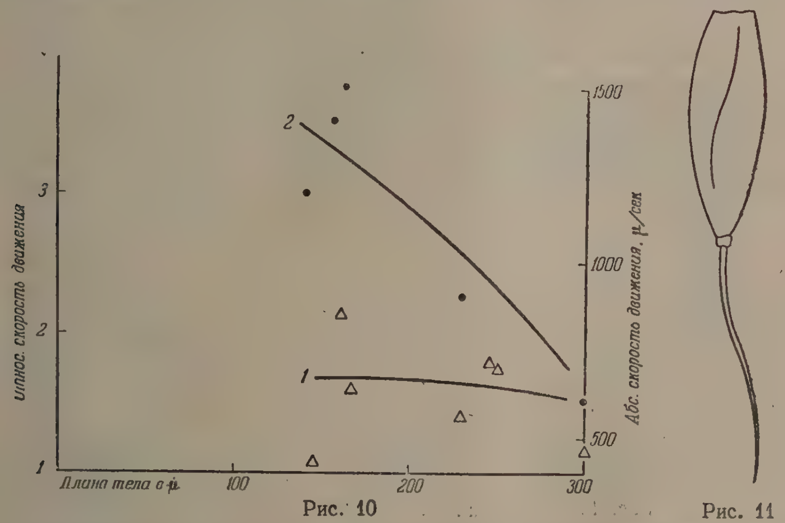


Рис. 10 Рис. 11

Рис. 10. Соотношение абсолютной (1) и относительной (2) скорости движения трихоцерк

Рис. 11. Схема асимметричного расположения килей и ноги у трихоцерк

Весьма характерно, что, как известно, всем трихоцерцидам свойственны спинные кили, расположенные асимметрично по отношению к длинной оси тела (рис. 11) и изогнутые справа налево, т. е. способствующие вращению тела коловратки вправо. Тем более удивительно, что именно представителям этого семейства свойственны в значительной степени способность вращаться влево или движение «в раскачку» без вращения (см. табл. 7).

5. Семейство Brachionidae

Это обширное семейство представлено в наших материалах 10 родами: Keratella, Notholca, Squatinella, Platyias, Brachionus, Colurella, Lepadella, Lophocharis, Epiphanes и Notops.

Noteus militaris (Ehrbg.) характеризуется крайним разнообразием форм плавательного движения. Нормально он плавает быстро и при размерах 250 μ проходит 1150 μ в 1 сек.; таким образом, его относительная скорость достигает 4,6. При таком движении он в иных случаях делает винтовую линию крайне малого (менее 100 μ), а в иных случаях — большого диаметра (300—400 μ). Но удивительнее всего то, что он может довольно быстро вращаться вокруг оси (один оборот в 1 сек.), оставаясь при этом на одном и том же месте. Наряду с вращением вправо, N. militaris может вращаться влево и может двигаться не вращаясь.

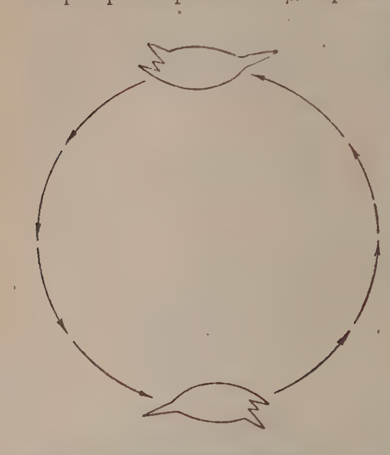


Рис. 12. Обычное положение тела при вращении по винтовой линии у Keratella cochlearis

Keratella cochlearis (Gosse) и K. quadrata также имеют свои оригинальные особенности в плавании. Прежде всего своеобразие заключается в том, что при вращении по винтовой линии кerателлы в подавляющем большинстве случаев держатся наружу от оборотов не спинной выпуклой стороной, как все другие коловратки, которых мы наблюдали, а, наоборот, вогнутой (рис. 12). Среди многих десятков и, возможно, сотен кeрателл мы видели только несколько экземпляров, вращавшихся по оборотам винтовой линии спинной стороной наружу. Кeрателлы, которых мы наблюдали на Белом море, также вращались выпуклой стороной наружу от винтовой линии.

Вторая своеобразная черта заключается в том, что K. cochlearis произвольно может стягивать и растягивать винт движения (рис. 13),

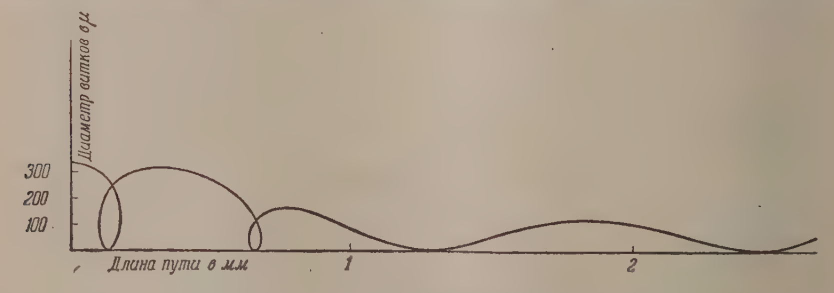


Рис. 13. Форма винтовой линии у Keratella cochlearis

одновременно ускоряя общий темп поступательного движения и меняя диаметр витков винтовой линии от 300 до 50—80 μ. Возможно, что фактическая скорость плавания остается при этом постоянной. Скорость проплывания одного полного оборота также остается примерно одинаковой (около 0,9 сек.). Общая поступательная скорость движения K. cochlearis колеблется от 286 μ/сек при крутых оборотах до 1250 μ/сек при растянутых, а относительная — от 3,1 до 14. Изредка K. cochlearis на короткий момент совершает вращение вокруг оси в левую сторону. Что касается K. quadrata, то при длине тела 126 μ ее абсолютная скорость — 440 μ/сек, а относительная — 3,6.

Notholca представлены у нас двумя видами: N. acuminata Ehrbg.— для Подмосковья и N. longispina Vellie — для окрестностей Белого моря. Хотя виды и разные, но большая разница в скорости движения, как и для других аналогичных случаев, может быть объяснена значительным различием в размерах тела (табл. 8).

Таблица 8

Название вида	Длина тела в μ	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.
N. acuminata (Подмосковье)	288	900	3,12
» » »	306	740	2,09
N. longispina (Белое море)	700	400	0,5

N. longispina имеет и другую особенность — она иногда плывет назад, продолжая вращение вправо. Иногда плывет не вращаясь или вращаясь влево.

Показатели движения четырех видов рода Brachionus сведены в табл. 9.

Таблица 9

Название вида	Длина тела в μ	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.
B. urceus L.	252	250	4,96
B. calyciflorus Pall.	306	760	2,48
» » »	288	500	1,73
» » »	216	890	4,12
» » »	216	900	4,17
» » »	216	1110	5,13
B. capsuliforus Pall.	270	560	2,07
B. rubens (средние данные)	220	1787	8,3

B. urceus может плыть и не вращаясь; B. calyciflorus может плыть назад. Характерной особенностью движения обладает представитель брахионид — Squatinella lamellaris (Müll.). Она обладает средними показателями скорости плавания. При длине 108 μ абсолютная скорость ее — 260 μ/сек и относительная — 2,40 (с вращением вправо). Но она может двигаться по субстрату, скользя по нему или по поверхностной пленке своим коловращательным аппаратом, и тогда абсолютная быстрота ее движения может значительно возрастать, достигая 710 μ/сек, а относительная — 6,6 (у некоторых экземпляров — до 8). Скорости движения остальных представителей семейства Brachionidae приведены в табл. 10.

И эти данные хорошо показывают значительную зависимость скорости движения от размеров тела, безотносительно к тем индивидуальным особенностям, которые привносятся строением коловращательного аппарата и формой тела и его придатков.

Остальные коловратки представлены в нашем материале отдельными формами. Интересна своей формой тела Testudinella patina (Müll.) (рис. 14), имеющая вид совершенно плоской круглой пластинки и снабженная большой ногой, тянущейся вниз и загнутой назад,

Таблица 10

Название вида	Длина тела в μ	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.
Platyias militaris (Ehrbg.)	252	1200	4,8
P. quadricornis (Ehrbg.) (средние данные)	297	583	2
Lophocharis oxisternon (Gosse)	162	500	3,1
» » »	180	447	2,48
Colurella bicuspidata Ehrbg.	90	311	3,45
C. uncinata Ehrbg.	54	318	5,8
» » »	36	255	7,08
Epiphanes senta Ehrbg.	558	1333	2,2
» » »	396	1515	3,9
» » »	198	1149	5,3
Notops brachionus (Ehrbg.)	348	690	2,1
» » »	288	1040	3,6
N. clavulatus Ehrbg.	480	720	1,5
Mytilina mucronata (Müll.)	207	667	3,2

не втягиваемой во время движения и играющей роль массивного киля. И при всем том T. patina во время движения вертится вокруг своей оси, хотя и не очень быстро. Один оборот эта коловратка делает в 3—4, иногда 5 сек.

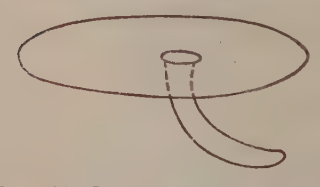
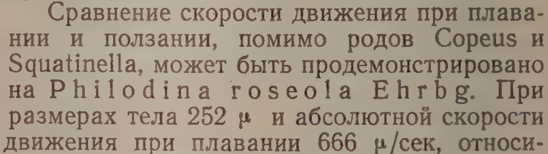
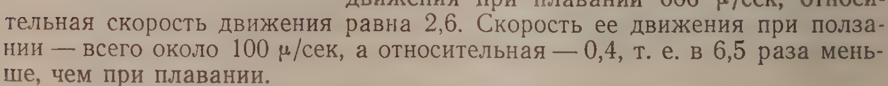


Рис. 14. Схема формы тела Testudinella patina

При средних размерах T. patina движется со скоростью 678 μ/сек и имеет относительную скорость 3,3.





Сравнение скорости движения при плавании и ползании, помимо родов Copeus и Squatinella, может быть продемонстрировано на **Philodina roseola Ehrbg.** При размерах тела 252 μ и абсолютной скорости движения при плавании 666 μ/сек, относительная скорость движения равна 2,6. Скорость ее движения при ползании — всего около 100 μ/сек, а относительная — 0,4, т. е. в 6,5 раза меньше, чем при плавании.

Данные по скорости движения трех других коловраток, не вошедшие в предыдущие материалы, приводятся в табл. 11.

Таблица 11

Название вида	Длина тела в μ	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.
Lecane luna (Müll.)	135	530	3,9
Gastropus stylifer Imhof	144	930	6,45
Trichotria pocillum (Ehrbg.)	216	432	2,04

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. **Различные формы движения у коловраток** (рис. 15). Как мы уже неоднократно указывали, коловратки характери-

зуются исключительным разнообразием форм движения. Прежде всего у коловраток можно различать три основные формы двигательного поведения — ползание, плавание и неподвижное существование. Каждая из этих форм дает много различных вариантов и промежуточных видов движения как между тремя основными, так и между вариантами. Мы считаем, что исходной формой движения коловраток является ползание, а плавание и неподвижное существование — в самом широком смысле — являются производными.

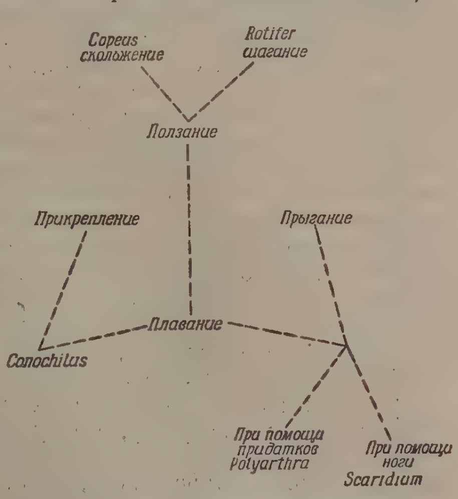


Рис. 15. Схема основных форм движения и промежуточных между ними у коловраток

Среди прикрепленных коловраток наблюдается переход к колониальному существованию, возможно, независимо друг от друга в разных семействах. Так, например, шаровые плавающие колонии имеются у рода Megalotrocha и среди конохилид и флоскуляриид. Формирование неподвижных колоний на разных стадиях наблюдается во всех семействах сидячих коловраток, а в двух из них колонии переходят к плаванию. Свободноплавающие и свободноползающие коловратки колоний не образуют — это свойство развивается только с переходом к неподвижному существованию как дополнительное защитное приспособление, наряду с формированием домиков либо из слизи, либо из плотных кутикулярных образований. Интересно отметить, что у сидячих коловраток отсутствует образование панцырей, что столь характерно для свободноподвижных форм. Как известно, у некоторых сидячих коловраток (например, семейства Flosculariidae) молодые формы обладают свободным движением.

Ползание — способ передвижения, наиболее характерный для семейства нотомматид. Однако нельзя быть уверенным в том, что среди ползающих форм имеются совсем лишенные способности плавать. Так, например, среди копеусов и нотоммат имеются формы, которых мы никогда не видели в плавающем состоянии. Copeus spicatus прибегает к плаванию только в очень редких случаях, причем основным органом плавания у него являются ресничные «ушки». Однако нельзя отрицать способности плавать и у других копеусов. Передвижение по субстрату (в том числе и по поверхностной пленке) как основная форма движения свойственно сравнительно немногим коловраткам и осуществляется двумя способами. Виды семейства филодинид обладают очень типичным пяденичным шагающим движением, прикрепляясь к субстрату поочередно ногой и передним краем головы и одновременно вытягивая и сгибая тело. У ряда же нотомматид, особенно у копеусов, наблюдается скольжение по грунту коловращательным аппаратом, вытянутым на брюшной стороне в длинный придаток, сидящий на особом выросте тела и направленный назад. Одновременно и нога скользит по субстрату, выполняя назначение рулевого управления, причем скорость движения

Таблица 12

Форма движения Euchlanis sp. (размер 594 μ)	Относ. скорость движения
Свободное плавание с вращением	1,1
Плавание без вращения со скользящей по грунту ногой	0,6

уменьшается и прекращается вращение тела вокруг оси. В качестве примера уменьшения скорости в подобном случае можно привести движение Euchlanis sp. (табл. 12).

Плавание — наиболее обычная форма движения у коловраток, причем имеется большое число типично пелагических форм, не способных ни к какой иной форме движения. К таким относятся аспланхниды, кâрателлы и др. Большинство же плавающих коловраток при помощи ноги получает контакт с субстратом и дает все переходы от почти не имеющих контакта с субстратом до почти не пользующихся плаванием. Некоторое среднее положение занимают ротиферы, обладающие в равной мере обеими формами передвижения.

Остается сказать еще об одной форме передвижения в пространстве, свойственной некоторому числу хорошо плавающих форм, а именно о прыгании. Как показывают наши наблюдения, прыгание не является нормальным способом передвижения в пространстве, а представляет собой только защитное приспособление, которое дает возможность коловратке с очень большой быстротой изменить свое местоположение, передвинувшись в самом неожиданном направлении на расстояние нескольких длин тела. Прыгание у разных коловраток осуществляется либо при помощи длинной, сильной, мускулистой ноги, либо при помощи особых придатков, расположенных в передней части тела, делающих резкие взмахи и удивительно хорошо имитирующих крыловидные придатки. Исключительно интересно, что у коловраток совсем не выработались способы плавания посредством изгибания тела, получившие такое широкое развитие в группе червей, в том числе турбеллярий.

2. Скорость движения коловраток колеблется в значительных пределах. Особенно показательны в этом отношении изменения относительной скорости (рис. 16). Наибольшее количество наблюдавшихся нами коловраток при размерах тела от 90 до 300 μ обладает относительной скоростью от 2 до 5. Однако у некоторых мелких форм (100—200 μ) относительная скорость движения возрастает до 6—8 (Gastropus stylifer, Synchaeta pectinata, S. tremula, Keratella cochlearis) и даже до 12 (Brachionus capsuliflorus). Если же учесть относительную скорость движения при прыжках, то она возрастает у полиартры до 128 — иначе говоря, выражается показателями, близкими к показателям относительной скорости движения у некоторых прыгающих насекомых и значительно превышающими таковые позвоночных. При этом надо учитывать, что насекомые движутся в воздухе, а коловратки в воде. Значительно падает относительная скорость движения коловраток с увеличением размеров тела и за пределами 500 μ не поднимается выше 2 (все аспланхниды и Notholca longispina с Белого моря). Сопоставление относительной скорости движения с размерами тела коловраток может быть только условно намечено кривой (рис. 15), так как у мелких коловраток настолько разнообразны морфологические и функциональные качества коловращательного аппарата, что при одних и тех же размерах относительная скорость движения варьирует в широких пределах.

3. Сравнение относительной скорости движения коловраток с инфузориями, имеющими много сходства с коловратками в особенностях плавания, и с наиболее близкими к ним турбелляриями, также двигающимися при помощи мерцательного аппарата, показывает следующее. У равноресничных инфузорий относительная скорость движения колеблется от 1 до 10, у турбеллярий — от 2,5 до 6,5. Все три кривые изменения относительной скорости движения с изменением размеров тела у коловраток, равноресничных инфузорий и у турбеллярий нанесены на рис. 15. Этот график уточняет ход кривой в отношении коловраток — по нашим новым материалам и по турбелляриям — по материалам О. И. Цхомелидзе. Кривая для равноресничных инфузорий взята из нашей прежней работы (Зенкевич, 1944). В целом со-

отношения, изображенные в предыдущей работе на рис. 4, остаются теми же самыми. Быстрее всего движутся мелкие турбеллярии, с большим покрытием тела мерцательным покровом, добавляющие при движении изгибание тела. За ними следуют равноресничные инфузории, также покрытые ресничками по всему телу, но лишенные изгибательных движений, и,

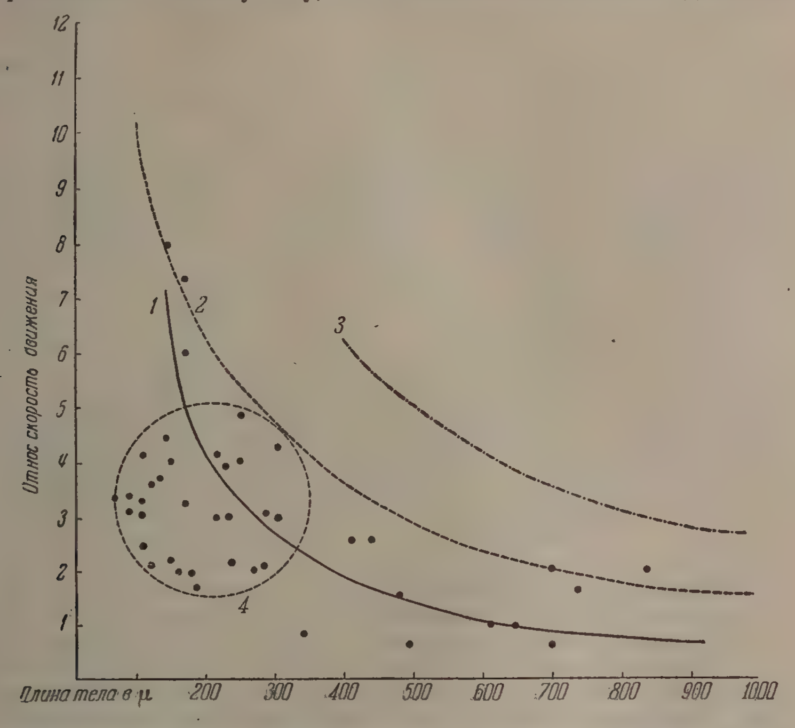


Рис. 16. Соотношение размеров тела и относительной скорости движения у 50 видов коловраток (*1*) в сопоставлении с турбелляриями (*3*) и инфузориями (*2*). Штриховой окружностью (*4*) охвачена преобладающая у коловраток скорость движения при наиболее часто встречающихся размерах тела 100—300 μ

наконец, медленнее всего оказывается движение коловраток, имеющих ограниченные участки тела, покрытые ресничками. Только при прыгании коловратки оставляют далеко позади всех других плавающих животных, доводя относительную скорость движения тела до 128 (Polyarthra platyptera). Кроме того, «рекордистами» среди коловраток, превышающими по скорости движения инфузорий тех же размеров, оказываются некоторые виды родов Synchaeta и Brachionus.

Если же исключить самую левую часть графика (размеры животных меньше 200 μ), то обращает на себя внимание замечательное сходство всех трех кривых, дающих концентрическое расположение, особенно в размерном диапазоне 400—1000 μ.

4. Относительная скорость движения и размеры тела у коловраток, несомненно, находятся в обратной зависимости. Это можно видеть из общего сопоставления размеров тела и скорости движения для большого числа разных видов (рис. 15) и для отдельных видов, которым свойствен некоторый диапазон колебаний размеров. Очень хорошо это выявилось и при сравнении скорости движения подмосковных форм и беломорских, имеющих, как правило, значительно большие размеры. Некоторое количество наиболее показательных случаев мы приводим в табл. 13.

Название вида	Беломорские формы			Подмосковные формы		
	Длина тела в μ	Скорость движения		Длина тела в μ	Скорость движения	
		абс., μ/сек	относ.		абс., μ/сек	относ.
Copeus centrurus (скольжение)	900	173	0,2	570	180	0,3
Gastropus stylifer	200	400	2,0	144	930	6,45
Synchaeta pectinata	250	1000	4,0	144	1190	8,26
Trichocerca cylindrica	300	460	1,5	168	641	3,8
Notholca longispina	700	400	0,5	—	—	—
Notops brachionus (средние данные)	—	—	—	306	865	2,8
N. clavulatus	—	—	—	480	751	1,5
Notholca acuminata (средние данные)	—	—	—	297	820	2,8
Colurella uncinata	—	—	—	54	318	5,8
„ „	—	—	—	36	255	7,08
Epiphanes senta	—	—	—	558	1333	2,2
„ „	—	—	—	198	1149	5,3
Asplanchna brightwelli	—	—	—	738	1250	1,7
„ „	—	—	—	450	1000	2,2
Asplanchnopus multiceps	—	—	—	930	580	0,62
„ „	—	—	—	612	666	1,1

5. Вращение коловраток при плавании вокруг собственной оси и вращение по винтовой линии свойственны, как общее правило, всем коловраткам. Они свойственны также, как известно, простейшим, мелким турбелляриям и личинкам многих многоклеточных, двигающихся при плавании при помощи ресничного аппарата. При этом общим для всех этих форм являются малые размеры тела и ресничное плавательное движение. Как мы показали это в другой работе (Зенкевич, 1944), при увеличении размеров тела за пределы 1—1,5 мм эффективность ресничного движения быстро затухает. Это — движение малых форм. Механическая целесообразность таких вращательных движений ясна — этим достигаются большая скорость, «меткость» движения и меньшая затрата энергии. Столь же очевидной нам кажется общебиологическая нецелесообразность этой формы движения у двусторонне симметричных форм, наделенных хорошо развитой нервной системой, различными органами чувств, значительной тегматизацией тела и резко выраженной олигомеризацией. Однако она «задержалась» у коловраток в силу малых размеров тела и сохранения ресничного движения. Эволюционный путь коловраток не «нащупал» движения посредством изгибания тела; это явилось основным путем эволюции движения червей (sensu lato). Возможно, что это оказалось в морфо-физиологическом противоречии с распадением сплошной мускулатуры на отдельные специализированные мышечные тяжи, с наличием которых несовместимо волновое движение тела.

Многочисленные факты убеждают нас в том, что вращательное движение у коловраток «преодолевается» разнообразными приспособлениями, но, к сожалению, пока очень трудно определить, какими особенностями обусловлено у коловраток вовлечение их тела во вращательное движение, так же как и способность большинства коловраток противодействовать вращательному движению. Можно установить, что в данном случае определяющую роль могут играть: 1) общая форма тела и наличие морфологических особенностей асимметрии, вовлекающих тело во вра-

щательное движение, 2) работа коловращательного аппарата, способствующая или препятствующая вращению тела, и 3) форма и «работа» ноги как рулевого аппарата и стабилизатора, обычно противодействующего, но иногда, возможно, и способствующего (трихоцерциды) вращению тела. Всю сложность этого явления у коловраток можно иллюстрировать рядом конкретных примеров.

Аспланхниды, особенно некоторые из них (Asplanchna brightwelli), в форме тела или строении коловращательного аппарата не имеют никаких видимых черт асимметрии, и их плавание совершается без вращения тела. Немногие коловратки лишены вращения при плавании, но среди них имеются не только «гиганты» аспланхниды, но и небольшая Monommata orbis (longiseta) с длиной тела 90—150 μ (без «пальцев»). Трудно сказать, чем обусловлено отсутствие вращения у аспланхнид; у M. orbis, вероятно, ему препятствуют два длинных «пальца» ноги, особенно, когда они сильно раздвинуты в сагиттальной плоскости.

Следует также вспомнить в данном случае трихоцерцид. В их строении как бы с исключительной силой выражена асимметрия в косом направлении, нога как бы продолжает этот винтовой изгиб (особенно у Trichocerca carinata), и в то же время они нисколько не выделяются какой-нибудь особой склонностью к вращению. Наоборот, они иногда плывут не вращаясь, а раскачиваясь либо плавно, либо рывком слева направо, выравнивая положение тела. Они же могут недолго вращаться и в обратную сторону (справа налево), несмотря на наличие килей.

Если у ряда форм мы наблюдаем различные особенности, способствующие вращению тела, то не менее многочисленны случаи, когда имеются особенности, противодействующие ему,— в строении тела, в наличии килевидной ноги, в широких горизонтальных и вертикальных «плоскостях» (рис. 14). Достаточно любому виду коловратки при помощи ноги установить контакт с дном или поверхностной пленкой (а у очень многих форм оказаться вблизи них), чтобы вращательное движение прекратилось.

Все это заставляет нас придти к выводу, что у коловраток имеет место наличие двух антагонистических систем: способствующей вращению и препятствующей ему. Первая связана в основном с работой коловращательного аппарата и формой тела, вторая — с ними обоими и с ногой. При наличии высоко развитой нервной системы и многочисленных органов чувств характер движения, вернее сказать — регулирование комбинации сил вращения и сил противодействия ему, представляется нам произвольным актом. В этом убеждает нас также и способность некоторых коловраток (Noteus militaris) быстро вращаться, оставаясь на одном месте. Очевидно, в данном случае вращательное движение создается только работой коловращательного аппарата.

Вращению тела коловратки вокруг собственной оси всегда сопутствует движение по винтовой линии, но в данном случае коловратки не вольны его устранить, хотя некоторые формы обладают способностью изменять характер винтовой линии. Лучшим примером этого в нашем материале является Keratella cochlearis, обладающая способностью менять кривизну винтовой линии, но и в этом случае только в определенных пределах растягивая или сжимая спираль. Большинство же рассмотренных нами коловраток обладает постоянной формой винтовой линии.

Может ли представить какой-нибудь практический интерес изучение движения и двигательного аппарата малых живых тел, размером меньше 1 мм? Авторы настоящей работы думают, что это так и что особенно поучительным в этом отношении может оказаться именно изучение коловраток, если учесть поистине неисчерпаемое многообразие их органов движения и всех показателей двигательного поведения. Если акад. В. В. Шулейкин прав в том, что движение малых организмов подчиняется в какой-то мере иным закономерностям, чем движение крупных, то избранный нами объект приобретает особый интерес. Авторы были бы глубоко удовлетво-

рены, если бы специалисты в области гидрофизики вообще и гидродинамики в частности согласились с этими положениями.

Литература

Зенкевич Л. А., 1944. Эволюция двигательного аппарата у животных, Журн. общ. биол., 3.— 1949. Evolution des structures morphologiques chez les animaux, XIII Congrès int. Zool., 1948.

Неизвестнова-Жадина Е. С., 1949. Коловратки, Жизнь пресных вод СССР, т. II, Изд-во АН СССР.

Муравейский С. Д., 1937. Коловратки, Руководство по зоологии, т. 1, Биомедгиз, М.

Шулейкин В. В., 1941. Физика моря, М.

Brauer A., 1912. Süsswasserfauna Deutschlands. Rotatoria, Hft. 14.

Hudson C. F. a. Gosse P. H., 1889. The Rotifera or Wheel-Animalcules, vol. I, 2, suppl., London.

Remane A., 1929. Rotatoria, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee.— 1933. Rotatoria, Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, IV, Bd. II, Abt. 1, Leipzig.

Wesenberg-Lund C., 1929. Rotatoria, Kükenthal Handbuch der Zoologie, Bd. 2, Berlin.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

К ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ, РАЙОНИРОВАНИЮ ВАЖНЕЙШИХ ВРЕДНЫХ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМЫХ И ОСНОВАНИЯМ ЗАЩИТНЫХ МЕРОПРИЯТИЙ В ГРУЗИНСКОЙ ССР

Д. И. ЛОЗОВОЙ

Тбилисский ботанический сад АН Грузинской ССР

Настоящая статья является попыткой дробного эколого-географического и хозяйственного деления вредных лесных насекомых в рамках региональной фауны Закавказья, главным образом по принципу распределения лесной растительности.

Современное распределение вредных лесных насекомых в Закавказье прежде всего связано с распространением кормовых растений; эколого-географические и фаунистические особенности связей насекомых с их кормовыми растениями имеют значение для установления моментов массового появления насекомых, их деятельности и подавления и могут служить основанием для энтомологического районирования (Арнольди, 1950).

Чрезвычайное разнообразие рельефа Закавказья, а в связи с этим — и почв соответствует исключительному богатству растительности, в частности древесной и кустарниковой. Леса являются индикаторами почв и климата, или, как отметил И. В. Фигуровский (1903), «почва и растительность справедливо называются зеркалом климата».

Отходящий в районе Казбека к юго-западу от Главного Кавказского хребта невысокий водораздельный и в то же время климатораздельный Сурамский хребет, являющийся перемычкой между Большим Кавказом и Малым, делит территорию Грузии на две климатически обособленные половины, влажную западную и сравнительно засушливую восточную.

Западная Грузия отличается особым богатством лесной растительности, а соответственно — и разнообразием дендрофильных насекомых, при сравнительно небольшом, однако, числе видов, наблюдающихся в более или менее высокой численности.

К. А. Сатунин (1912) указал на бедно представленную группу насекомых, в отличие от многоножек и моллюсков, как на особенность фауны беспозвоночных Западной Грузии. Причина того, что насекомые в лесах Западной Грузии оставляют впечатление сравнительно слабо представленной группы, несомненно, кроется не в малом видовом разнообразии последней, а в наличии относительно небольшого числа видов, появляющихся хотя бы в отдельные годы в высокой численности.

Большой Кавказ в целом можно рассматривать как сложный фаунистический узел, южная часть которого — Закавказье — отличается наиболее хорошо выраженным в пределах СССР средиземноморским характером фауны. В северной части преобладают европейские виды, в восточной — среднеазиатские, ядро кавказской фауны представлено эндемиками, в частности реликтами третичной фауны; их сохранению способствовали благоприятные климатические условия в прошлом и настоящем (Пузанов, 1938).

Ярко выраженный эндемизм Кавказа, по мнению Н. А. Бобринского (1946), объясняется возможным обособлением эндемиков задолго до ледникового периода, во время островного положения Кавказа, с поднятием которого из воды и с исчезновением широкого пролива, соединявшего Черное море с Каспийским и отделявшего Кавказ от Восточной Европы, началось его заселение южными видами.

О происхождении вредной лесной энтомофауны Грузии можно в известной мере судить по сравнительно хорошо изученным семействам жуков-дровосеков (Cerambycidae) и короедов (Ipidae).

Жуки-дровосеки фауны Грузии (202 вида) в зоогеографическом отношении распределяются следующим образом: виды, широко распространенные в Палеарктике,— 10%, виды европейские — 35%, средиземноморские — 19%, эндемичные для Кавказа (в целом) — 36%, из них эндемичные для Закавказья — 9%. В состав местной ипидофауны (94 вида) входят: 29% видов, широко распространенных в Палеарктике, 23% — в Средней и Южной Европе, 26% — средиземноморских, 1% — завезенных, 14% — эндемичных для Закавказья и всего лишь 7% видов бореального происхождения, обитающих главным образом в насаждениях верхнего и среднего лесных поясов (Зайцев, 1950, 1954).

Приуроченность видов насекомых бореального происхождения к высокогорной зоне наглядно иллюстрируется результатами изучения Ф. А. Зайцевым (1933) фауны водяных жуков Джавахетии — высокогорного, некогда лесного района Грузии. Сравнительно недавно в ряде лесных районов Грузии и Армении (Бакуриани, Саирме, Дилижан) на высоте не менее 1500 м над ур. м. был обнаружен европейский мраморный хрущ (Polyphylla fullo L.); последний, по мнению Ф. А. Зайцева (1941), является в Закавказье реликтом отдаленного прошлого, находится здесь в пессимальных экологических условиях, встречается редко и исключительно в высокогорной зоне, в отличие от закавказского мраморного хруща (P. olivieri Lap.), весьма обычного в нижней зоне.

Предлагаемая ниже схема районирования вредных лесных насекомых Грузии соответствует распределению комплексов древесной растительности, выделенных Д. И. Сосновским (1947) и В. З. Гулисашвили (1952).

1. Низинные, или болотистые, леса Западной Грузии

Расположены в низменной Мегрелии, представлены в основном ольхово-лапиновыми [Alnus barbata C. a. M., Pterocarya fraxinifolia (Lam.) Spach.] и тополевыми насаждениями, увлажняемыми разливами рек Риони и Ингури. Характерными представителями вредной энтомофауны являются: Dicerca alni (Fisch.), Agrilus aurichalceus Ratz., Phyllobius sinuatus F., Rhynchaenus quercus L., Chlorophanus voluptificus Gyll., Cryptorhynchidius lapathi L., Megopis scabricornis Scop., Agelastica alni L., Melasoma populi L., Galerucella lineola F., Phalera bucephala L., Lumantria dispar L., Euproctis chrysorrhoea L., Stilpnotia salicis L.

К наиболее обычным из числа наблюдающихся в высокой численности вредителей относятся Agelastica alni L., Chlorophanus voluptificus Gyll.— на ольхе; Melasoma populi L. и Cryptorrhynchidius lapathi L.— на тополе.

2. Широколиственные низинные леса с преобладанием различных видов дуба

В Западной Грузии (Абхазия, Гальский район; Мегрелия и Нижняя Имеретия) для широколиственных низинных лесов характерны дубы имеретинский (Quercus imeretina Stev.) и Гартвисса (Q. Hartwissiana Stev.). В Восточной Грузии (Картли — Мцхета) и Кахети (Алазанская равнина) в широколиственных низинных лесах преобладает дуб длинночерешчатый (Q. longipes Stev.). Леса чрезвычайно сильно изрежены, местами почти полностью уничтожены в связи с хищническими рубками дооктябрьского периода. Один из хорошо сохранившихся массивов дуба находится в районе Аджамети (Западная Грузия).

Массовые вредители: Eulecanium corni Bouché, Cerambyx cerdo acuminatus Motsch., Melasoma populi L., Rhynchaenus quercus L., R. pilosus F., Curculio glandium Mrsh., C. venosus Grav., C. nucum L., Tischeria complanella Hb., Operophthera brumata L., Euproctis chrysorrhoea L.

Виды, наблюдавшиеся в повышенной численности, обычно на небольших площадях: Chrysobothris affinis tetragramma Men., Rhesus serricollis

Motsch., Cerambyx scopolii Füssly, Scolytus rugulosus caucasicus But., S. pygmaeus F., S. intricatus Ratz., S. laevis Chap., Ernoporus tiliae Panz., Phloeotribus caucasicus Rttr., Xyleborus dispar F., Polyphylla olivieri Lap., Melolontha pectoralis Germ., Coriscium brongniardellum F., Lyonetia clerkella L., Laspeyresia splendana Hb., L. pomonella L., Cossus cossus L., Malacosoma neustria L., Saturnia pyri Schiff., Phalera bucephala L., Hybernia defoliaria L., Lymantria dispar L.

3. Прикуринские пойменные леса Восточной Грузии

Произрастают узкой полосой вдоль берегов р. Куры от г. Рустави до границы с Азербайджаном и далее к востоку. Основными лесообразующими породами являются различные виды тополя, в частности Populus hybrida M. B., P. Sosnowskyi Grossh., дуб длинночерешчатый, ивы и тамариски.

Типичным массовым вредителем, в отдельные годы сильно повреждающим дуб, белолистку и другие древесные породы, является непарный шелкопряд. В связи со свойственным непарному шелкопряду относительно поздневесенним вылуплением гусениц последние оказываются малоуязвимыми в отношении характерных для района резких температурных колебаний ранней весной; в то же время засушливая жаркая погода в течение лета благоприятствует нормальному формированию диапаузы вредителя, хорошо приспособленного, таким образом, к особенностям местного климата.

К видам с нарастающей в отдельные годы численностью относятся: Aphis medicaginis Koch, Monosteira unicostata Mls., Anthaxia manca L., Capnodis tenebrionis L., C. miliaris miliaris Klug., Megopis scabricornis Scop., Cerambyx cerdo acuminatus Motsch., Saperda populnea L., Melasoma populi L., Galerucella lüteola Müll., Cryptorrhynchidius lapathi L., Chlorophanus voluptificus Gyll., Curculio glandium Mrsh., Scolytus orientalis Rttr., Polyphylla olivieri Lap., Laspeyresia splendana Hb., Paranthrena tabaniformis Rott., Zeuzera pyrina L., Cossus cossus L., Malacosoma neustria L., Dicranura vinula L.

Видами характерными, но наблюдающимися обычно в незначительной численности, являются: Dicerca chlorostigma Mnnh., Chrysobothris affinis tetragramma Mén., Agrilus viridis L., Aromia moschata ambrosiaca Stev., Rhesus serricollis Motsch., Saperda punctata F., Haltica saliceti Ws., Scolytus mediterraneus Egg., S. orientalis Rttr., S. pygmaeus F., S. scolytus F., Liparthrum arnoldi Sem., Hylesinus fraxini Panz., Pteleobius vittatus F., Polyphylla adspersa Motsch., Amphimallon solstitialis L., Tortrix viridana L.

Некоторые из перечисленных выше насекомых на протяжении последних лет отмечались в качестве более или менее серьезных вредителей лесокультур и парковых насаждений, примыкающих к пойменным лесам, которые в данном случае следует рассматривать как источник заражения.

Отдельные виды, в частности тополевый листоед, ильмовый листоед, дубовый блошак и др., отличающиеся вообще ксерофильностью, проявляют в местных засушливых условиях явные признаки мезофильности.

4. Ксерофильные редколесья, или «светлые леса», Восточной Грузии

«Светлые леса» характерны для Восточной Грузии — они являются переходными от древесной растительности к безлесному поясу полупустыни. Западная граница их распространения проходит близ Мцхеты (Дзегви), простираясь к востоку, они выходят за пределы Грузии.

«Светлые леса» являются лесостепью, они представлены деревьями, свободно стоящими на фоне травяного покрова (Гулисашвили, 1952). Лесообразующие породы: эльдарская сосна, биота восточная, различные виды можжевельников, каркас, миндаль, фисташник, гранатник, держидерево и др.

В качестве типичных, но обычно наблюдающихся в невысокой численности вредителей хвойных отмечены: Chaetoptelius vestitus Rey (эльдарская сосна), Phloeosinus aubei Perr. (bicolor Br.), Ph. thyjae Perr., Rhagoletis zernyi Hend., Nothris marginella A. Вредители лиственных: Chrysobothris affinis tetragramma Men., Perotis lugubris F., Capnodis tenebrionis L., Cerambyx dux Fald., Galerucella luteola Müll., Anthonomus celtidis T.-Min., Scolytus rugulosus caucasicus Butov., S. mediterraneus Egg., S. pygmaeus F., S. orientalis Rttr., Hylesinus fraxini Panz., Chaetoptelius vestitus Rey, Phloeotribus caucasicus Rttr., Acrobasis celticola Stgr., Graniophora pontica Stgr., Parocneria raddei Chr., Hybernia bajaria Schiff.

Размножение многих, в том числе скрытноживущих в личиночной стадии, видов в условиях ксерофильных редколесий ограничивается высокими температурами летнего периода, в связи с которыми, например, даже отмирающие и отмершие стволы эльдарской сосны в условиях естественного ее произрастания (Азербайджанская ССР) не повреждаются насекомыми (Виноградов-Никитин, Зайцев, 1926). Некоторые из упомянутых видов, как то: Capnodis tenebrionis L., Cerambyx dux Fald.— наблюдались в качестве весьма серьезных и опасных вредителей неполивных парковых насаждений искусственного происхождения (типа «светлый лес»).

5. Горные леса нижнего пояса

Дубово-грабинниковые леса образуют, по выражению Д. И. Сосновского (1947), как бы шлейф, окаймляющий предгорья горных хребтов Закавказья в полосе от 300 до 1100 м над ур. м.

Пояс горных лесов нижнего пояса представлен в основном дубом грузинским (Quercus iberica Stev.), дубом Гартвисса, каштаном съедобным (Castanea sativa Mill.) и др. В соответствии с характером почв и условиями увлажнения каштан в насаждениях нижнего горного пояса приурочен к Западной Грузии и районам Восточной Грузии, прилегающим к Сурамскому хребту и левобережью р. Алазани в Кахети. В засушливых районах Восточной Грузии (Картли и Гаре-Кахети) для данного пояса типичен дуб грузинский.

Леса нижнего пояса отличаются весьма большим числом видов вредных насекомых, а соответственно — и массовых вредителей. К последним в условиях высокого увлажнения Западной Грузии относятся: Eulecanium corni Bouché, Curculio glandium Mrsh. C. elephas Gyll., Xyleborus dispar F., Coriscium brongniardellum F., Lyonetia clerkella L., Lymantria dispar L., причем непарный шелкопряд в качестве массового вредителя наблюдается в сравнительно редкие годы, главным образом в порослевых, хорошо прогреваемых насаждениях (Рача).

Для Восточной Грузии, в отличие от Западной, типичны следующие виды массовых вредителей: Haltica saliceti Ws., Tischeria complanella Hb., Tortrix viridana L., Alispa angustella Hb., Hybernia defoliaria L., Operophthera brumata L., Euproctis chrysorrhoea L., Lymantria dispar L.

К видам характерным, но лишь иногда наблюдающимся в повышенной численности, относятся: Prociphilus nidificus Lw., Anthaxia manca L., Chrysobothris affinis tetragramma Men., Agrilus viridis L., Sinoxylon perforans Schrank, Lytta vesicatoria L., Megopis scabricornis Scop., Rhesus serricollis Motsch., Cerambyx cerdo acuminatus Motsch., C. scopolii Füssly, Aromia moschata ambrosiaca Stev., Rhopalopus macropus Germ., Rosalia alpina L., Plagionotus arcuatus L., Isotomus comptus Mannh., Leiopus femoratus Frm., Mesosa curculionoides L., Saperda octopunctata Scop., S. scalaris L., S. punctata L., Melasoma populi L., Galerucella luteola Müll., Agelastica alni L., Phyllobius sinuatus F., Scolytus rugulosus caucasicus Butov., S. pygmaeus F., S. königi Schev. (aceris Knot.), S. intricatus Ratzb., S. carpini Ratzb., S. scolytus Egg., S. laevis Chap., Hylesinus oleiperda F., H. fraxini Panz., Pteleobius vittatus F., Phloeophthorus vinogra-

dovi Sem., Hypothenemus lezhavai Piatn., Ernoporus tiliae Panz., E. caucasicus Lindl., Dryocoetes villosus F., Trypodendron domesticum L., Xyleborus dispar F., Polyphylla olivieri Lap., Melolontha pectoralis Germ., Amphimallon solstitialis L., Hyponomeuta padellus L., Laspeyresia pomonella L., L. amplana Hb., L. splendana Hb., Tortrix loefflingiana L., Semasia profundana F., Acrobasis tumidana Schiff., Etiella zinckenella Tr., Aglossa cuprealis Hb., Euzophera pinguis Hw., Phycita nephodeela Rag., Zeuzera pyrina L., Cossus cossus L., Aporia crataegi L., Malacosoma neustria L., Saturnia pyri Schiff., Phalera bucephala L., Ennomos quercinaria Cl., Tremex jacovlevi Sem., Phyllotoma flavicollis Guss.

6. Горные леса среднего пояса

Насаждения буковые или с господством бука восточного (Fagus orientalis Lipsky) хорошо выражены в Западной Грузии в полосе от 900 до 1600 м над ур. м.; в Восточной Грузии буковые массивы по левобережью р. Алазани поднимаются в отдельных случаях до 2200 м над ур. м. Отличаясь высокой уязвимостью в отношении грибных заболеваний, бук в местных условиях повреждается насекомыми в незначительной степени.

К массовым вредителям буковых орехов можно отнести наблюдающуюся в отдельные годы плодожорку (Carpocapsa grossana Hw.). В то же время такие специфические вредители бука, как Taphrorychus bicolor Hrbst., T. villifrons Duf., Xyleborus monographus F., Dryocoetes villosus F., Phyllobius argentatus L., Rosalia alpina L., Rhesus serricollis Motsch., Stauropus fagi L., в отношении вредоносности являются второстепенными, не отмечавшимися до сих пор в сколько-нибудь высокой численности.

7. Горные леса верхнего пояса Западной Грузии

Произрастают в верхней зоне, в полосе до 2500 м над ур. м., преимущественно в виде темнохвойных (чистых и смешанных) насаждений кавказской пихты [Abies Nordmanniana (Stev.) Spach.], восточной ели [Picea orientalis (L.) Link.]; к хвойным породам при этом нередко примешивается бук. Сосна Коха [Pinus Kochiana Klotzsch (P. hamata Sosn.)] в горах Западной Грузии разбросана небольшими пятнами. Единичные деревья восточной ели спускаются иногда до 300—400 м, а пихты кавказской — до 500—600 м над ур. м.

Восточный еловый хермес (Pineus orientalis Dreyf.) является обычным вредителем хвои еловых молодняков и нередко наблюдается в относительно высокой численности. Важнейшим массовым вредителем восточной ели является шестизубчатый короед (Ips sexdentatus Boern.), который почти всегда первым заселяет ели, нередко по всей поверхности ствола, явно ограничивая тем самым возможности размножения сопутствующих видов короедов и других стволовых вредителей.

Кавказская пихта, в отличие от ели, характеризуется высокой энтомоустойчивостью; лишь однажды на небольшой площади в Раче (Западная Грузия) наблюдалось массовое повреждение хвои гусеницами минирующей листовертки (Semasia subsequana Hw.) и отчасти Epiblema proximana H. S. (Супаташвили, 1941). У восточной границы распространения пихты (Горийский район) был отмечен также небольшой очаг листовертки Grapholita nigricana H. S. К типичным, но не имеющим в местных условиях серьезного лесоводственного значения стволовым вредителям пихты и ели относятся короеды: Pityokteines curvidens Germ., P. spinidens Rttr., Cryphalus abietis Ratzb., C. orientalis Egg., Pityophthorus pityographus Ratzb.

Массовыми вредителями семян ели и пихты являются Dioryctria abietella Schiff. и Lonchaea fugax Beek. К числу прочих, обычных, но большей частью имеющих лишь подчиненное значение вредителей ели и

пихты относятся: Buprestis araratica Mars., Rhagium inquisitor stshukini Sem., Hylotrupes bajulus L., Monochamus galloprovincialis pistor Germ., Pogonochaerus fasciculatus Dg., Pissodes pini caucasicus Kön., P. piceae Ill., Hylurgops palliatus Gyll., Trypodendron lineatum Ol., Pityogenes bidentatus Hrbst., Ips acuminatus Gyll., Orthotomicus erosus Wachtl., Serropalpus barbatus Schall., Elateroides flabellicornis Schn., Xiphydria picta Knw., Sirex argonautarum Sem., S. cedrorum Smith, Paururus juvencus L., P. dux Sem., Xeris spectrum L.

8. Горные леса верхнего пояса Восточной Грузии

Леса верхнего пояса Восточной Грузии, в отличие от Западной, представлены в основном сосной и елью; в число лесообразующих пород входят также кавказская пихта, восточный бук и дуб крупнопыльниковый (Quercus macranthera F. et M.). Пихта в восточном направлении доходит до Гори, ель — до Манглиси. Значительные массивы сосны сохранились в Тушетии, Хевсуретии (Большой Кавказ) и в Месхето-Джавахетии (Малый Кавказ).

Шестизубчатый короед, лишь изредка повреждая сосну, и здесь остается важнейшим вредителем восточной ели; вместе с тем в восточной части современного ареала ее распространения серьезное значение приобретают Cryphalus orientalis Egg., Pityophthorus pityographus Ratzb., Pityogenes bidentatus Hbst., Pityckteines spinidens Rttr., вызывающие в отдельные годы массовую суховершинность ели, в особенности на склонах со слабо развитыми, деградированными почвами.

Вершинный короед в лесах Грузии — основной вредитель сосны, в биологическом отношении он весьма сходен с шестизубчатым короедом, приспособлен к заселению ослабленных деревьев на протяжении почти всего вегетационного периода и в условиях сосняков должен поэтому рассматриваться как аналог шестизубчатого короеда в еловых насаждениях, но с неизмеримо меньшим лесоводственным значением.

Сосновые лубоеды (Blastophagus minor Hart. и B. piniperda L.) в сосняках Грузии встречаются почти всюду, однако оказываются, главным образом в связи со свойственным им сравнительно ранним и дружным по сравнению с вершинным короедом лётом, менее приспособленными к развитию и размножению в местных условиях и имеют поэтому ограниченное значение в образовании очагов.

Для лесов верхнего пояса Восточной Грузии, помимо видов, указанных для насаждений верхнего пояса Западной Грузии, характерны: Buprestis mariana L., Criocephalus rusticus L., Acanthocinus aedilis L., Pissodes validirostris Gyll., Pityogenes quadridens Hart., Orthotomicus proximus Eichh., O. suturalis Gyll., O. laricis F., O. longicollis Gyll., Lyda hieroglyphica Christ.

9. Насаждения пицундской сосны

Реликтовая пицундская сосна (Pinus pithyusa Stev.) встречается в Грузии вдоль скалистых берегов Черного моря в направлении к Пицундскому мысу, где образует небольшое насаждение, выходящее на песчаное побережье.

К наиболее обычным видам насекомых, почти ежегодно заселяющих в Пицундской роще небольшое количество ослабленных перестойных сосен, относятся: большой сосновый лубоед, успешно размножающийся здесь не только за счет различных частей поверхности ствола, но даже и ветвей (Супаташвили и Харазишвили, 1950), Orthotomicus erosus Wachtl., O. longicollis Gyll., Ips sexdentatus Boern., Pityogenes quadridens Hart., Anthaxia nigrojubata Roub., Buprestis mariana L., B. proscheki Obenb. и др.

Из вредителей хвои и побегов наблюдались единичные экземпляры соснового шелкопряда (Dendrolimus pini L.) и зимующий сосновый побеговьюн (Evetria buoliana Schiff.).

Систематически, из года в год, наблюдающаяся активность короедов в Пицундской роще, несомненно, является симптомом значительной ослабленности местных древостоев под влиянием причин функционального характера.

10. Криофильные редколесья

Насаждения у верхней границы леса, образующие субальпийский пояс древесной растительности и как бы окаймляющие верхние пределы леса в полосе от 1700 до 2500 м над ур. м., представлены главным образом березой, рябиной, буком, дубом и другими породами.

Субальпийский пояс, и особенно его нижняя часть у верхней границы леса, в горах Кавказа является самым влажным поясом, для которого характерны наибольшая облачность, сильные туманы и чрезвычайно обильные росы (Ярошенко, 1953). Субальпийский пояс, как отмечает А. Г. Долуханов (1951), почти повсеместно в Закавказье является поясом максимума атмосферных осадков и скопления больших снежных масс, не только выпадающих непосредственно из атмосферы в данном поясе, но также сдуваемых с вышележащих склонов и задерживающихся у верхней опушки леса.

В непосредственной связи с климатическими особенностями численность вредных лесных насекомых, подобно тому, как это было отмечено для Закарпатья (Загайкевич, 1954), падает с увеличением высоты местности над уровнем моря. Вредители древесной растительности субальпийского пояса представлены немногими видами, причем даже такие типичные из них, как Scolytus ratzeburgi Jans., S. laevis Chap., Phloeosinus aubei Perr. (bicolor Br.), Galerucella viburni Payk., Chonostrophus tristis seminiger Rttr. и др.— не только не наблюдаются в высокой численности, но и вообще встречаются относительно редко, так как не находят благоприятных для размножения условий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вредная энтомофауна лесов Грузии, отличающаяся большим видовым разнообразием, характеризуется в то же время весьма ограниченным числом видов, появляющихся хотя бы в отдельные годы в высокой численности.

Среди вредителей, имеющих более или менее серьезное лесоводственное значение, преобладают скрытноживущие в стадии личинки или гусеницы виды с годовой или более продолжительной генерацией и открытоживущие — дающие несколько генераций в год. Это особенно характерно для Западной Грузии и лесных районов Восточной Грузии, непосредственно примыкающих к Сурамскому хребту. Массовые вредные насекомые естественных хвойных насаждений Грузии представлены исключительно видами скрытноживущими.

В целях изучения вредных лесных насекомых в пределах отдельных комплексов древесной растительности, рациональной организации борьбы с вредителями, а также правильного планирования и распределения средств борьбы предлагается установить 10 основных энтоморайонов, в рамках которых достаточно хорошо выражены особенности взаимосвязи наиболее вредных видов насекомых и их кормовых растений.

Энтоморайоны соответствуют формам лесной растительности, распределение которых связано прежде всего с вертикальной зональностью и делением территории республики на климатически обособленные — влажную западную и сравнительно засушливую восточную — части.

Наибольшим числом видов вредных насекомых, имеющих серьезное лесоводственное значение, отличаются горные леса нижнего пояса; при этом видовой состав массовых вредителей Западной Грузии существенно отличается от такового Восточной Грузии.

Леса среднего пояса (буковые) характеризуются небольшим числом вредных видов и обычно весьма ограниченной численностью их.

В лесах верхнего горного пояса наблюдается незначительное число видов насекомых, размножающихся в массе; среди них, однако, имеются вредители с исключительно большим лесоводственным значением. К последним прежде всего следует отнести шестизубчатого короеда — важнейшего вредителя восточной ели — и вершинного короеда — вид, наиболее обычный в сосняках.

Восточная ель является наиболее уязвимой породой в хвойных лесах; значительно бо́льшую устойчивость имеет сосна и тем более — пихта. Наименьшей повреждаемостью насекомыми отличаются криофильные редколесья.

Одним из важнейших факторов, определяющих динамику численности массовых вредителей хвойных, в меньшей степени — лиственных насаждений Грузии, является деятельность человека, положительные и отрицательные последствия которой проявляются в зависимости от погодных условий отдельных периодов и лет.

Меры борьбы — в первую очередь лесохозяйственного порядка,— очевидно, должны определяться видовым составом массовых вредителей и их экологическими особенностями в пределах каждого из перечисленных выше древесных комплексов. Мероприятия, направленные против основных видов, во многих случаях явятся фактором, ограничивающим размножение других.

Литература

Арнольди К. В., 1950. Основания для энтомологического районирования как характеристики естественно-исторических комплексов Крыма, Тез. докл. II Экол. конференции, Киев.

Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А., Бирштейн Я. А., 1946. География животных, М.

Виноградов-Никитин П. З., Зайцев Л. А., 1926. Материалы по изучению короедов Кавказа, Изв. Тифлисск. политехн. ин-та, 2.

Гулисашвили В. З., 1952. Закономерность распространения лесной растительности в Грузии, Тр. Ин-та леса АН Грузинск. ССР, 4.

Долуханов А. Г., 1951. Мелиоративное значение субальпийской древесно-кустарниковой растительности Грузии, Тез. докл. 17 науч. сессии отд. с.-х. наук АН Грузинск. ССР, Изд-во АН ГрузССР, Тбилиси.

Загайкевич И. К., 1954. Насекомые — вредители лесов западных областей Украинской ССР и меры борьбы с ними (автореф.), Киев.

Зайцев Ф. А., 1933. К вопросу о бореальных элементах в фауне Джавахетии, Сб. «Джавахетия», Закавказск. филиал н.-иссл. ин-та кавказовед. АН СССР, Тифлис.— 1941. О нахождении мраморного хруща (Polyphylla fullo L.) в Закавказье, Сообщ. АН Грузинск. ССР, 2,8.— 1950. Обзор фауны короедов Грузии (Coleoptera, Scolytidae), Тр. Ин-та зоол. АН Грузинск. ССР, 9.— 1954. Жуки усачи-дровосеки (Cerambycidae) в фауне Грузии, Тр. Ин-та зоол. АН Грузинск. ССР, 13.

Захаров С. А., 1913. О почвенных областях и зонах Кавказа, Сб. в честь Д. Н. Анучина, М.

Кузнецов Б. А., 1950. Очерк зоогеографического районирования СССР, М.

Пузанов И. И., 1938. Зоогеография, М.

Сатунин К. А., 1912. О зоогеографических округах Кавказского края, Изв. Кавказск. музея, 7, Изд-во Кавк. музея, Тбилиси.

Сосновский Д. И., 1947. Основные формы растительного покрова Кавказа в их географическом размещении, Сов. бот., 15, 6.

Супаташвили Ш. М., 1941. К изучению пихтовой минирующей листовертки (Semasia subsequana HW)., Изв. Грузинск. опытн. станции защиты раст., 2 (на грузинск. яз.).

Супаташвили Ш. М., Харазишвили К. В., 1950. Материалы к изучению большого соснового садовника в Пицундском заповеднике, Тр. Ин-та защиты раст. АН Грузинск. ССР, 7, Тбилиси.

Фигуровский И. В., 1903. Климатический очерк Кавказа, Тр. II съезда по климатол., гидрол. и бальнеол., 1, СПб.

Ярошенко П. Д., 1953. Основы учения о растительном покрове, М.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

ПО ПОВОДУ СТАТЬИ Г. В. НИКОЛЬСКОГО «ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОРГАНИЗМОВ»[1]

(«Зоологический журнал», 1955, т. XXXIV, вып. 4, стр. 723—733).

В. В. АЛПАТОВ

Г. В. Никольский, оценивая развернувшуюся в последние годы дискуссию по вопросам видообразования, правильно отмечает, что «в последнее время тон дискуссионных статей стал значительно более деловым и статьи содержат больше конкретного фактического материала, направленного на доказательство того или иного положения, развиваемого автором. Это безусловно будет способствовать успеху дела».

Замечание Г. В. Никольского о пользе привлечения фактического материала совершенно верно. Надо только добавить пожелание, чтобы фактический материал, используемый в дискуссии, был материалом достаточно полноценным и убедительным. Как раз такого материала в статье Г. В. Никольского нет.

Автор стремится дать новую картину соотношения явлений изменчивости с условиями существования организма. Всем хорошо известны многочисленные исследования как зоологов, так и ботаников, показывающие на огромном числе примеров параллелизм в изменении тех или иных условий среды и изменении типа — среднего арифметического популяций вида, живущих в разных условиях. Г. В. Никольский выдвигает новое представление о том, что и вариация вокруг типа, т. е. индивидуальная изменчивость, также различна в зависимости от тех или иных условий существования. Это представление несомненно оригинально, но материалов для его обоснования, насколько я вспоминаю, в литературе нет. Сообщаемые автором новые фактические данные заслуживают поэтому внимания и подробного разбора.

В решении поставленной задачи — сравнения индивидуальной изменчивости разных популяций рыб одного вида — Г. В. Никольский допускает нарушение трех основных правил всякого биометрического исследования. Во-первых, он в основном пользуется показателем изменчивости — амплитудой, или размахом, вариации — показателем, совсем непригодным для оценки неслучайности различий. Во-вторых, приводя в порядке дополнения коэффициент вариации, он не приводит ни средней его ошибки, ни числа особей, взятых в каждой группе рыб. Наконец, в-третьих, Г. В. Никольский изучает экологическую изменчивость рыб, не сообщая никаких сведений о возрасте рыб в исследованных группах.

В табл. 1 рецензируемой работы имеются данные по изменчивости длины усиков пескаря из разных участков р. Амура. Эти участки отличаются друг от друга количеством биомассы бентоса (видимо, в граммах на 1 м^2) и числом компонентов пищи. Какие же показатели позволяют принять положение Г. В. Никольского о том, что имеется обратная связь

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

между обеспеченностью пищей и амплитудой изменчивости длины усиков? Приведу эти цифры:

Место взятия пробы	Амплитуда изменчивости в %	Коэф. вариации	Биомасса бентоса в г
Р. Ингода	7—12	10,1	1,07
Оз. Болонь . . .	6—10	10,0	2,00
Оз. Удыль . . .	6—9	8,1	11,388

Г. В. Никольский делает вывод, что при низкой обеспеченности пищей амплитуда изменчивости длины усиков увеличивается и это позволяет популяции питаться более разнообразным кормом.

Прежде всего надо отметить, что читателю остается неясным, что́ обозначает «амплитуда изменчивости в %». Можно лишь догадаться, что это какой-то индекс, выражающий абсолютные размеры усиков в процентах от размеров какого-то другого признака тела рыбы. Видимо, надо было бы сказать: «Амплитуда вариации индекса усиков в процентах длины (?) тела(?)». Можно ли отличия амплитуды 7—12, 6—10 и 6—9 принимать за нечто закономерное? Отнюдь нет. Очень хорошо известно, что с возрастом относительные признаки рыб сильно меняются. Вследствие этого отличия между двумя популяциями рыб в размахе индивидуальной изменчивости могут зависеть от того, что из одной популяции в руки исследователя попали рыбы примерно одного возраста, а из другой популяции — особи разных возрастов. Показатели индивидуальной изменчивости первой популяции будут в итоге выше, чем второй.

Автор, однако, не указывает ни возраста, ни числа обследованных особей. Для заключения о большей индивидуальной изменчивости одной популяции по сравнению с другой надо было бы иметь одновозрастной материал, обязательно вычислить коэффициенты вариации с их средними ошибками и показать статистическую неслучайность полученной разницы коэффициентов двух сравниваемых популяций. Коэффициент вариации справедливо считается наилучшим и общепринятым показателем характеристик размаха индивидуальной изменчивости тех или иных признаков. В приводимой выше выборке из табл. 1 коэффициенты вариации 10,1, 10,0 и 8,1 практически одинаковы. Столь же неубедителен материал табл. 2, в которой амплитуда изменчивости и количество бентоса дают такие соотношения: 5—9 и 5,2 г, 5—9 и 9,9 г, 6—9 и 14,2 г. Из этих данных, только потому, что в третьей группе вариация была не 5—9, а 6—9, делать столь ответственный вывод, как на это решается Г. В. Никольский, неправильно.

Столь же неубедительны табл. 3 и 4 по изменчивости глаза, антедорсального расстояния и плавников. Оценивая приводимые автором цифровые материалы, можно сделать лишь одно заключение: закономерность, выдвинутая Г. В. Никольским, не есть отражение закономерности, существующей в природе, а есть кажущаяся закономерность случайного, а потому неубедительного характера, противоречащая элементарным методам биометрии.

В конце статьи Г. В. Никольского приведен еще материал по амплитуде изменчивости ныне живущих и ископаемых плиоценовых окуней. Как и в приведенных материалах по пескарям, автор указывает лишь амплитуды вариации и не приводит средних арифметических, стандартных отклонений и, главное,— числа обследованных особей. Как хорошо всем известно, амплитуда вариации чрезвычайно сильно зависит от числа обследованных особей из популяции и растет для одного и того же материала по мере добавления к нему дополнительных промеров. Поэтому критерием изменчивости (особенно при отсутствии указания на число обследо-

ванных особей) амплитуда быть не может и в биометрических работах не используется. Из-за отсутствия настоящей биометрической, хотя бы элементарной, обработки цифрового материала в работе Г. В. Никольского нет никакой уверенности в том, что, взяв дополнительный материал, мы получим те соотношения, которые получились в таблицах Г. В. Никольского.

Рассмотренный мною фактический материал не может считаться материалом, в какой-либо мере убедительным. Из этого вытекает, что, во-первых, все четыре вывода, которые делает Г. В. Никольский на стр. 729, должно быть проверены и обоснованы новыми материалами, свободными от тех пороков, которые я отметил выше. Во-вторых, надо считать необоснованным умозаключение Г. В. Никольского о том, что «представление Дарвина о характере связи амплитуды изменчивости со средой ошибочно» (стр. 730). Хорошо известно, что Дарвин писал — и это вспоминает Г. В. Никольский — о сильной изменчивости рудиментарных частей ввиду бесполезности этих частей. Так ли это или нет — решать исходя из фактического материала Г. В. Никольского нет никаких оснований.

Между тем в литературе имеются данные, показывающие, что в этом вопросе Дарвин, хотя он не приводил точных числовых показателей, был все же прав. Имеются работы, иллюстрирующие положение Дарвина биометрически. Так, А. А. Передельский [2] изучал изменчивость клыков, являющихся рудиментарными зубами у лошадей. Он показал, что длина клыков характеризуется чрезвычайно высокими коэффициентами изменчивости (в пределах от 14,9 до 42,2 для отдельных возрастных групп жеребцов и меринов).

Нельзя никак согласиться с Г. В. Никольским, указывающим: «Все изложенное выше с несомненностью еще раз показывает, что представления Дарвина о неопределенной изменчивости и творческой роли отбора не соответствуют... фактам». В действительности представления Дарвина о неопределенной изменчивости соответствуют точным фактам и не опровергаются Г. В. Никольским.

Надо особо сказать по поводу критики Г. В. Никольским учения Дарвина об отборе. Помимо приведенного выше замечания Г. В. Никольского о несоответствии фактам представлений Дарвина о творческой роли отбора, в другом месте его работы написано: «Так же неверны представления Дарвина о роли отбора как «сита», отбирающего через борьбу за существование случайные, оказавшиеся полезными индивидуальные отклонения. Ошибочным является и представление Дарвина о постоянной творческой роли отбора...».

Термин «творческий отбор» представляется мне в высшей степени нечетким, а потому и нежелательным. Употребляя его, мы вносим в биологию, во-первых, какое-то воспоминание о донаучном периоде понимания происхождения современных организмов, воспоминание о «творце». По существу же, говоря о творческой роли отбора так, как это делает, например, Г. В. Никольский, думают об эволюционной роли отбора — о селекционном, открытом Дарвином, принципе в процессе эволюции. Во-вторых, необходимо отметить, что дважды бегло брошенное Г. В. Никольским замечание о несоответствии фактам представления Дарвина о творческой роли отбора им решительно не обосновано. Фактов отсутствия роли отбора в эволюции Г. В. Никольский в своей статье не приводит, и потому замечания его не опровергают огромного количества данных, доказывающих существование, роль и значение естественного отбора в эволюции живой природы.

---

[2] А. А. Передельский, Тр. лабор. эксперимент. биол. Моск. зоопарка, т. III, 1927.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПРИРОДНАЯ ОЧАГОВОСТЬ СТРЕПТОКАРОЗА УТОК

Б. Л. ГАРКАВИ

Краснодарская ветеринарная опытная станция

Возбудитель стрептокароза домашних уток — нематода Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) зарегистрирована рядом исследователей у 29 видов диких уток, гагар, чаек и чибисов.

Мы (Гаркави, 1947, 1953) наблюдали энзоотию стрептокароза уток в одном из птицесовхозов Западной Сибири и установили, что промежуточным хозяином стрептокар являются рачки-бокоплавы [Gammarus (Rivologammarus) lacustris Sars], а резервуаром инвазии — рыбы: гольяны (Phoxinus perenurus L.) и караси (Carassius carassius L.).

А. В. Федюшин (1937), О. Н. Третьякова (1940) и О. П. Серкова (1948), производившие гельминтофаунистическое исследование птиц в Западной Сибири и южном Зауралье, установили, что зараженность диких уток стрептокарами составляет от 6 до 27,1%, чайки оказались зараженными этими нематодами в 14% случаев и чибисы в 2% случаев.

Поскольку стрептокароз установлен у домашних уток впервые, мы считаем, что источником заражения домашних птиц явились дикие представители орнитофауны и, следовательно, в природе существуют естественные очаги стрептокароза, опасные в смысле заражения домашних птиц этой инвазией. Распространение стрептокарозной инвазии осуществляется по пищевым связям между промежуточными, резервуарными и дефинитивными хозяевами, поэтому утки и чайки, питающиеся бокоплавами и мелкой рыбой, заражены стрептокарами более интенсивно, чем чибисы, которые менее связаны с водоемами.

В хозяйстве, где проводилась работа, летом все поголовье уток было поражено стрептокарами. При этом у отдельных птиц интенсивность инвазии достигала нескольких сотен экземпляров паразитов. Энзоотия сопровождалась большим отходом молодняка.

Более сильную степень заражения домашних уток по сравнению с дикими можно объяснить тем, что дикие птицы обитают на водоемах в сравнительно небольших количествах, тогда как в вышеуказанном хозяйстве на одном водоеме выпасалось несколько тысяч птиц. Это способствовало обмену паразитами между бокоплавами и утками и, следовательно, более быстрому размножению нематод, что привело к созданию очага стрептокароза с большой интенсивностью инвазии.

Исследование бокоплавов из водоема, на котором кормились домашние утки, показало, что они заражены личинками стрептокар на 24,6%. Гольяны оказались заражены личинками этих нематод на 71,5% и караси — на 22,6%. Бóльшую интенсивность заражения у гольянов по сравнению с карасями мы объясняем тем, что они питаются в основном бокоплавами, тогда как пища карасей преимущественно растительная.

Заражение птиц стрептокарозом возможно только на водоемах, заселенных бокоплавами. Эти ракообразные особенно многочисленны в некоторых пресных озерах Западной Сибири. В этой же местности наиболее

часто регистрируется стрептокароз птиц. Кроме того, единичные находки стрептокар отмечены в Средней Азии (Скрябин, 1916; Петров и Черткова, 1950; Абласов, 1953), в устье Дона (Любимов, 1926, 1927; Панова, 1926) и Волги (Гинецинская, 1949), в Азербайджане (Гушанская, 1950), на Дальнем Востоке (Ошмарин, 1950), в Германии (H. von Linstow, 1894) и на Британских о-вах (H. Baylis, 1928). В центральных и северо-западных областях Советского Союза, по данным большого числа авторов, стрептокароз птиц не регистрируется.

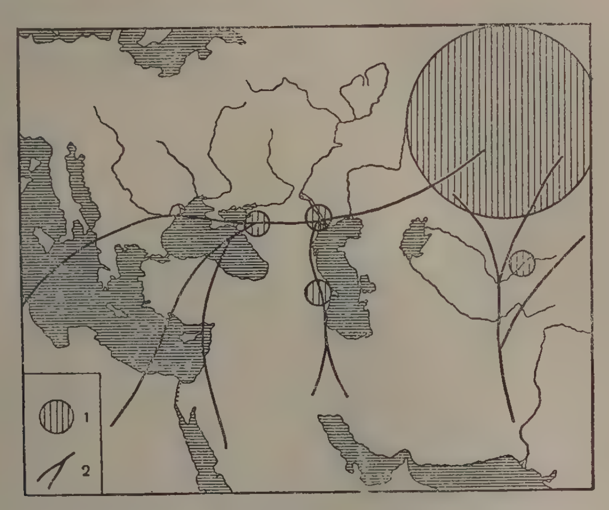


Схема районов распространения нематоды Streptocara crassicauda (1) и путей перелетов птиц (2)

Известно, что бокоплав G. lacustris распространен в водоемах северо-запада Европейской территории Советского Союза и в Армении (оз. Севан). В водоемах Кавказа и Средней Азии обитают близкие к нему виды — G. (R.) pulex и G. (R.) asiaticus, которые, повидимому, могут служить промежуточными хозяевами стрептокар.

На территории Советского Союза ареал распространения S. crassicauda уже зоны обитания ее дефинитивных и промежуточных хозяев, что связано, вероятно, с сезонными миграциями птиц.

Советскими орнитологами установлено, что птицы, гнездящиеся в Западной Сибири, летят на места своих зимовок в основном тремя путями: средиземноморско-африканское направление перелета проходит через низовья Урала и Волги, выходит в Азово-Черноморье, здесь западная магистраль идет к дельте Дуная и в средиземноморские страны, южная — пересекает Черное море и через Турцию уходит в Африку; каспийско-иранское направление перелета идет по западному берегу Каспийского моря в Иран; индийское направление перелета проходит из южных районов Западной Сибири через Среднюю Азию в Афганистан и Индию, некоторые птицы зимуют в Таджикистане (цит. по М. Н. Дубининой, 1953).

Как уже указывалось, стрептокары наиболее часто встречаются у птиц в Западной Сибири, единичные находки этих червей отмечены в Средней Азии, Азербайджане и в устьях Дона и Волги, т. е. на путях перелета птиц из Западной Сибири на зимовку (см. рисунок). Такую особенность распространения стрептокароза птиц, повидимому, можно объяснить следующим: в Западной Сибири в летние месяцы на водоемах концентрируется большое количество птиц и создаются благоприятные условия для обмена паразитами между утками и бокоплавами и, как следствие этого,— для развития стрептокарозной инвазии. При перелетах

на зимовку птицы, больные стрептокарозом, рассеивают яйца стрептокар и таким образом поддерживают очаги этой инвазии в южных районах Советского Союза.

В водоемах северо-западной и центральной областей Советского Союза бокоплавы не столь многочисленны, и, следовательно, обмен паразитами между ними и птицами происходит не так интенсивно. Повидимому, в этих условиях стрептокарозная инвазия не может укорениться, тем более, что возможность заноса ее птицами весьма ограничена, так как пути осеннего перелета их из мест, стационарно неблагополучных по стрептокарозу, проходят много южнее.

В связи с тем, что в Западной Европе и на Дальнем Востоке описаны лишь единичные случаи обнаружения стрептокар, выявить зависимость распространения их от сезонной миграции хозяев не представляется возможным.

Литература

Абласов Н. А., 1953. Гельминтофауна домашних и диких водоплавающих птиц Киргизии (дисс.), ВИГИС.

Гаркави Б. Л., 1949. Изучение цикла развития нематоды Streptocara crassicauda (Creplin, 1829), паразитирующей у домашних и диких уток, ДАН СССР, т. 65, № 3.— 1953. Цикл развития нематоды Streptocara crassicauda, диагностика и эпизоотология стрептокароза уток, Тр. ВИГИС, т. 5.

Гинецинская Т. А., 1949. Паразитофауна утиных птиц дельты Волги, Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, вып. 19.

Гушинская Л. Х., 1950. К изучению спирурат водоплавающих и болотных птиц СССР, Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, т. 4.

Дубинина М. Н., 1953. Ленточные черви птиц, гнездящихся в Западной Сибири, Паразитол. сб., 15.

Лобимов М. П., 1926. К познанию гельминтофауны домашних и диких уток СССР, Тр. ГИЭВ, т. 3.— 1927. К познанию гельминтофауны домашних и диких уток СССР, там же, т. 4.

Ошмарин П. Г., 1950. К фауне гельминтов птиц Дальнего Востока, Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, т. 3.

Панова Л. Г., 1926. Излучение нематод чаек Донской области, Тр. ГИЭВ, т. 3.

Павловский Е. Н. и Лепнева С. Г., 1948. Очерки из жизни пресноводных животных, Изд-во «Сов. наука».

Петров А. М. и Черткова А. Н., 1950. К изучению фауны нематод птиц Южной Киргизии, Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, т. IV.

Серкова О. П., 1948. Круглые черви птиц Барабинских озер, Паразитол. сб., т. 10.

Скрябин К. И., 1916. Характеристика нематод рода Streptocara, Арх. вет. наук, № 7.

Третьякова О. Н., 1940. Гельминтофауна домашних и охотопромысловых птиц южного Зауралья (дисс.), ВИГИС.

Федюшин А. В., 1937. Гельминтофауна гусей и уток Западной Сибири, Работы по гельминтол., ВАСХНИЛ.

Baylis H., 1928. Record of some parasitic worms from British Vertebrates, Ann. a. Mag. Nat. Hist., Ser. 10, vol. 1.

Linstow H., von, 1894. Helminthologische Studien, Jena, Zschr. Natur., 28.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ СОСАНИЯ КРОВИ И СУТОЧНЫЙ РИТМ ПИТАНИЯ И ОТПАДЕНИЯ САМОК IXODES RICINUS L.

Е. М. ХЕЙСИН и Л. Е. ЛАВРЕНЕНКО

Кафедра зоологии беспозвоночных Карело-Финского государственного университета

Питание самок скотского клеща на различных хозяевах наблюдали многие авторы и большинство из них указывают, что срок сосания равен 7—8 дням (Ph. Bertkau, 1881; H. Kossel, A. Weber, P. Schütz, A. Miessner, 1903; K. Samson, 1909; G. Nuttall a. C. Warburton, 1911; Благовещенский и Померанцев, 1930; E. Edwards a. D. Arthur, 1947; A. Milne, 1947; Чиж, 1949; A. Lees, 1952, и др.) или может быть несколько удлинен — до 10, 14 и даже до 20—25 дней (K. Samson, 1909; G. Nuttall a. C. Warburton, 1911; Благовещенский и Померанцев, 1930; E. Edwards a. D. Arthur, 1947; R. Carrik a. W. Bullough, 1940; Хейсин, 1953, и др.). Каковы причины столь значительных колебаний в сроках сосания, сказать пока трудно. Каррик и Буллоу (R. Carrik a. W. Bullough, 1940) отмечают, например, что срок сосания крови может удлиниться при питании клещей на ежах, находящихся в состоянии спячки. Нуттал и Варбуртон (G. Nuttall a. C. Warburton, 1911) указывают, что в холодное время года длительность сосания больше, чем в теплое время.

Лис (A. Lees, 1952) обратил внимание на интересный факт двуфазности периода сосания крови у самок I. ricinus. В течение первой фазы — за 7 дней — вес тела клеща увеличивается до 50 мг, а во вторую фазу, непродолжительную по времени (длительность — около 1 суток), происходит быстрое и интенсивное насасывание крови, и вес тела увеличивается до 200 мг и более. Лис, однако, не отметил, в какое время суток наблюдается такое интенсивное насыщение кровью. Аналогичную двуфазность в процессе сосания крови мы отметили также и для таежного клеща (Ixodes persulcatus) (Хейсин, 1953).

Изучая сроки сосания клещей, авторы обычно не затрагивают вопроса относительно времени отпадения клещей от хозяина в течение суток и не выясняют условий, определяющих этот процесс. А между тем для практической работы, особенно при использовании различных акарицидов, не только продолжительность сосания клещей, но и время их отпадения имеет существенное значение.

На это обратили внимание Б. И. Померанцев и Н. И. Алфеев (1935), которые специально для I. ricinus выясняли сроки отпадения сытых самок. Ими было установлено, что из 179 самок I. ricinus, находившихся под наблюдением, только семь отпали ночью и 172 — днем.

Нами было замечено, что при вечерних осмотрах коров всегда трудно собрать вполне напитавшихся, готовых к отпадению самок скотского клеща, тогда как утром сбор таких самок не представляет затруднений. Этот факт заставил нас более подробно изучить, во-первых, вопрос о суточной ритмике отпадения сытых самок от хозяина и, во-вторых, вопрос о длительности сосания клещей и темпах насыщения в разные часы суток.

Для определения суточного ритма отпадения клещей от хозяина мы провели следующие наблюдения в нескольких пунктах Карело-Финской ССР.

Коровы осматривались на заклещевение как до выпаса, так и после возвращения с пастбища. Специально отмечались самки, готовые к отпадению.

При вечернем осмотре 21 коровы на них было отмечено 1147 самок, присосавшихся в разные дни. Среди этого количества было обнаружено только 13 самок, полностью насытившихся, что составляет 1,1% общего числа присосавшихся клещей. Вес этих самок был равен 200—350 мг. Надо заметить, что самки могут отпадать от хозяина, достигнув веса 150—160 мг. Максимальный вес напитавшихся самок был равен 450 мг. Чаще всего отпадают самки весом 200—300 мг.

На тех же коровах на следующее утро, в 4—6 час., перед самым выпасом, оказалось уже 168 самок, готовых к отпадению, что составляет 14,7% общего числа прикрепившихся клещей. В 6 час. утра все коровы, находившиеся под наблюдением, были выпущены на пастбище, где они паслись разное время. Бо́льшая часть коров возвратилась с пастбища к 7 час. вечера, и на них мы не нашли ни одной вполне напитавшейся самки, как это было отмечено в утренние часы. Все они отпали днем, во время пребывания коров на пастбище. Несколько коров вернулось на скотный двор в 10 час. утра, пробыв на пастбище около 4 час. На этих коровах перед выпасом было отмечено 45 самок, а в 10 час. утра осталась только 21 — остальные 24 самки отпали во время кратковременного выпаса. В 12 час. эти коровы снова вышли на пастбище и вернулись обратно к 7 час. Ни одной самки, готовой к отпадению, на них не обнаружено. Таким образом, в течение дня все самки полной упитанности отпадают на пастбище, чем подтверждается сделанное ранее наблюдение Б. И. Померанцева и Н. И. Алфеева (1935).

Сытые самки, полностью насосавшиеся, отмеченные на других коровах в вечерние часы, в ночное время от коров не отпадали, если последние находились на скотном дворе.

Но нам удалось установить весьма существенный факт, что самки, полностью насосавшиеся, не отпадали от коров, находящихся также и в дневное время на скотном дворе. Наблюдения были проведены над четырьмя коровами, которые не выпасались в течение 1,5—2 суток. Утром 13 июня 1953 г. на этих коровах было отмечено 16 вполне упитанных самок и множество самок со 2 по 5-й день сосания. К вечеру все 16 самок продолжали оставаться на теле хозяина. Утром 14 июня появились еще четыре самки, вполне насосавшиеся, за счет самок более позднего срока прикрепления. 14 июня в 3 часа дня две коровы были выпущены на пастбище и вернулись к 6 час. вечера. Восемь вполне насосавшихся самок отпало во время пребывания этих коров на пастбище в течение 3 час. Две другие коровы оставались до 15 июня на скотном дворе и были выпущены на пастбище в середине дня. Все сытые самки, кроме одной, отпавшей ранее при прикосновении к ней, оставались на животных в течение 2 суток и отпали только днем 15 июня на пастбище. Мы не имели возможности задержать коров на скотном дворе более 2 дней и поэтому не знаем, как долго могут оставаться вполне упитанные самки прикрепленными на коровах, которые не выходят на пастбище более длительный срок.

В тех случаях, когда коровы уходили на пастбище не утром, как обычно, а вечером, сытые самки клещей отпадали всегда в ночное время на пастбище.

Таким образом, при нормальном суточном режиме хозяина (днем — активность, а ночью — покой) отпадение клещей приурочено к дневному времени, а при обратном режиме (ночью — активность, а днем — покой) — к ночному времени.

Пока трудно говорить о причинах, определяющих процесс отпадения

клещей от хозяина. Вследствие действия хоботка и слюны клеща в коже животного наступают патологические изменения. Ороговение слоев эпидермиса вокруг хоботка способствует прочному укреплению клеща на теле хозяина (Павловский и Алфеева, 1941). В то же время к моменту полного насыщения клеща прочность его соединения с кожей хозяина ослабевает, и обычно хоботок без особого труда выходит из тела животного. Но самый процесс отпадения клеща зависит, вероятно, не только от ослабления связи хоботка с тканями животного, что является необходимой предпосылкой для отпадения, но и в значительной степени — от физиологического состояния самого хозяина. Подтверждением этого служат факты задержки отпадения насосавшихся самок на 1—2 дня при нахождении хозяина (коровы) на скотном дворе. При кормлении клещей на лабораторных животных, которые находились всегда в клетках и были малоподвижными, мы также наблюдали задержку в сроках отпадения клещей, иногда на 10—12 дней.

Можно думать поэтому, что процесс отпадения клещей в значительной степени связан с движением животного. Действительно, только на пастбище, где коровы находятся в активном состоянии, постоянно двигаются, наблюдается отпадение клещей. В некоторых случаях процесс отпадения самок может быть ускорен воздействием механических факторов. Так, например, крупные самки, прикрепленные в паху или на вымени, могут быть оторваны механически, путем трения одних участков тела о другие во время движения животного. Отдельные самки могут быть сбиты с подгрудка или с боков ветвями кустарника, через который нередко проходят коровы. Но и без этого воздействия на открытых участках пастбищ клещи отваливаются от хозяина. Таким образом, механические факторы не являются обязательными для отделения клеща от тела хозяина.

Появление в утренние часы, при нормальном режиме активности коров, вполне упитанных самок и отсутствие их в вечерние часы заставило нас обратить внимание на суточную ритмику питания клещей.

Для проведения таких наблюдений было выбрано семь коров, с которых до начала опыта были сняты все клещи. В дальнейшем эти коровы ежедневно выпасались. Утром (в 5—6 час.) и вечером (в 8 час.) коровы осматривались, и все присосавшиеся за день клещи отмечались меткой. В результате мы имели возможность следить за сосанием каждого клеща в отдельности и знали точно сроки его пребывания на хозяине. Часть клещей определенного срока сосания мы ежедневно снимали и взвешивали. Всего было взвешено 400 клещей от 1-го до 8-го дня сосания. Наблюдения проводились с июня по август. Результаты опытов сведены в таблицу.

Изменение веса самок I. ricinus по дням при питании на крупном рогатом скоте

Дни питания	Вес одной самки в мг			Средн. прибавка веса за 1 день в мг
	мин.	макс.	средн.	
1-й вечер	3	5	4,25	2,75
2-й „	6	10	8,25	4,0
3-й „	12	18	15,25	7,0
4-й „	23	36	28,5	13,25
5-й „	39	42	40,5	12,0
6-й „	46	66	57,0	16,5
7-е утро	208	300	230,0	173,0
7-й вечер	65	85	73,0	16,0
8-е утро	250	450	280,0	207,0

Во все летние месяцы, независимо от локализации на теле хозяина, самки скотского клеща отпадают на 7 или 8-й день после прикрепления к

животному (если считать день прикрепления за первый). Клещи начинают прикрепляться к телу хозяина уже утром, вскоре после нападения на животное, но некоторые самки присасываются только во второй половине дня, иногда даже вечером. Поэтому в 1-й день при вечернем осмотре мы находили присосавшихся самок, еще не успевших поглотить кровь, весом в 3 мг, и таких самок, которые сосали несколько часов и достигли уже веса в 5 мг. При дальнейшем насыщении этих клещей весовые различия у них сохраняются, и тем самым определяется более ранний или более поздний срок отпадения клещей от хозяина. Для полного насыщения клещей необходимо не менее 6 суток сосания, и отпадают клещи не ранее как на 7-е сутки. Например, самки, присосавшиеся в первую половину дня 8 июня, отпали днем 14 июня, а присосавшиеся во вторую половину того же дня, отпали 15 июня — в обоих случаях на 7-е сутки.

Как видно из таблицы, за 6 дней сосания вес самок увеличился в среднем на 55 мг по сравнению с первоначальным весом (1,5—2,5 мг). За день клещи прибавляли в весе от 4 до 16,5 мг; при этом наблюдалось незначительное увеличение суточной прибавки веса от 1-го к 6-му дню сосания. К вечеру 6-го дня самки имеют вес от 46 до 66 мг. Эти весовые различия были связаны с тем, что клещи в 1-й день нападения не одновременно присасывались к телу хозяина.

В ночь с 6-го на 7-й день происходит интенсивное насасывание крови, и к утру 7-го дня вес клеща достигает 200—300 мг. За одну ночь, с 8 час. вечера до 5 час. утра, самки прибавляют в весе до 173 мг, т. е. в три раза больше, чем за все 6 предыдущих дней, и в 10 раз больше, чем за последний день. Этим обеспечивается возможность отпадения клещей на 7-й день при очередном выпасе хозяина на пастбище.

Часть самок 6-го дня кормления (самки, присосавшиеся во второй половине 1-го дня) утром на 7-й день остаются еще недостаточно упитанными для отпадения и сохраняются на хозяине до вечера 7-го дня. В ночь с 7 на 8-й день их вес увеличивается в среднем на 200 мг, и утром 8-го дня самки, достигшие веса 250—450 мг, становятся готовыми к отпадению.

Таким образом, первая фаза сосания (A. Lees, 1952) у скотского клеща при кормлении его на коровах длится 6—7 дней, и прибавка веса за это время равна в среднем 55,5—71,5 мг; вторая фаза начинается на 7-й или 8-й день сосания, длится около 9—12 час. и совпадает с ночным временем, когда корова находится в состоянии покоя; во вторую фазу сосания самки прибавляют в среднем около 200 мг.

Отмеченный выше ритм кровососания, особенно в последнюю ночь перед отпадением, объясняет нам, почему именно в утренние часы всегда можно обнаружить вполне напитавшихся самок, готовых к отпадению, тогда как вечером встречаются клещи небольших размеров, не способные к отпадению.

Приведенные данные позволяют сделать некоторые замечания относительно сроков обработки животных различными акарицидами. Чтобы предотвратить возможность возврата на пастбище сытых самок клещей, где они могут приступить к яйцекладке, нам кажется более рациональным проводить противоклещевую обработку животного в вечерние часы, после возвращения коров с пастбища, а не утром, перед выходом на пастбище. Вечером на коровах находятся самки неполного насыщения, и при действии на них акарицидов процесс питания задерживается и прекращается, а поэтому самки 6-го дня сосания за ночь не достигнут полной упитанности. Вследствие этого к утру перед выпасом на коровах не будет (или будет очень мало) самок, готовых к отпадению. При утренних обработках эффект будет резко снижен, так как на животных в это время имеются уже самки полного насыщения, готовые к отпадению, обладающие к тому же наибольшей стойкостью к акарицидам (Егоров и Леонтьев, 1948; Покровская, 1953, и др.); значительная часть из них в тот же день отпадет на пастбище и в дальнейшем окажется способной к откладке яиц.

ВЫВОДЫ

1. Отпадение сытых самок Ixodes ricinus от хозяина происходит только на пастбище. При нормальном режиме активности коров (ночью покой) клещи отпадают днем, при обратном режиме (днем покой) отпадение клещей передвигается на время активности хозяина, т. е. на ночь.

2. Отпадение сытых самок связано с движением животного и наступает через несколько часов после выхода на пастбище. Во время покоя хозяина, на скотном дворе, клещи, как правило, не отпадают.

3. Отпадение вполне напитавшихся самок может задержаться на столько дней, сколько корова остается в стойле в состоянии покоя.

4. Отпадение самок происходит на 7—8-й день после прикрепления.

5. При нормальном суточном режиме хозяина наблюдается постоянное появление сытых самок, готовых к отпадению в утренние часы, перед выходом на пастбище. Это связано с ритмом питания клеща.

6. За 6 дней сосания вес самок клеща увеличивается на 55,5 мг, тогда как за одну последнюю ночь происходит интенсивное насасывание крови и вес клеща увеличивается в среднем на 200 мг; поэтому к утру самки достигают максимального веса.

Литература

Благовещенский Д. И. и Померанцев Б. И., 1930. К биологии клеща Ixodes ricinus L., Практ. ветеринария, 8—9.

Егоров И. А. и Леонтьев Ф. М., 1948. Акарицидные свойства ДДТ, гексахлорана, мыла К против клещей, переносчиков гемоспоридиозов лошадей, Ветеринария, 3.

Павловский Е. Н. и Алфеева С. П., 1941. Патолого-гистологические изменения кожи крупного рогатого скота при укусе клеща Ixodes ricinus L., Тр. Воен.-мед. акад., 25.

Покровская Е. И., 1953. К вопросу о действии препаратов ДДТ и ГХЦГ на клещей Dermacentor marginatus, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 3.

Померанцев Б. И. и Алфеев Н. И., 1935. К вопросу о действии мышьяковистых составов на клещей Ixodes ricinus L., Сб. «Вредители животноводства», Изд-во АН СССР, М.—Л.

Хейсин Е. М., 1953. Наблюдение над развитием Ixodes persulcatus P. Sch. и Ixodes ricinus L. в лабораторных условиях, Уч. зап. Карело-Финск. гос. ун-та, IV, 3.

Чиж А. Н., 1949 Бабезиеллоз крупного рогатого скота, Сельхозгиз, М.

Bertkau Ph., 1881. Aus der Lebens- und Fortpflanzungsgeschichte unserer Zecke Ixodes ricinus. Sitzungsber. d. nieder-rhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, XXXVIII.

Carrik A. a. Bullough W., 1940. The feeding of the tick Ixodes ricinus in relation to the reproductive condition of the host, Parasitol., 32, 3.

Edwards E. a. Arthur D., 1947. The seasonal activity of the tick Ixodes ricinus in Wales, Parasitol., 38, 1—2.

Kossel H., Weber A., Schütz P., Miessner A., 1903. Über die Hämoglobinurie der Rinder in Deutschland, Arb. Ksl. Gesdh. Amt, 20.

Lees A., 1952. The role of cuticle growth in the feeding process of ticks, Proc. Zool. Soc. London, 121, IV.

Milne A., 1947. The ecology of the sheep tick Ixodes ricinus. The infestations of hill sheep, Parasitol., 38, 1—2.

Nuttall G. a. Warburton C., 1911. Ticks. A monograph of the Ixodoidea, 2, Cambridge Univ. Press.

Samson K., 1909. Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus, Zschr. wiss. Zool., 93.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

К ФАУНЕ ТЕТРАНИХОВЫХ КЛЕЩЕЙ ЮЖНОГО КАЗАХСТАНА

Б. А. ВАЙНШТЕЙН

Республиканская станция защиты растений Казахского филиала ВАСХНИЛ

Начало изучения фауны тетраниховых клещей в Средней Азии было положено работами А. А. Угарова (1937) и А. А. Угарова и В. В. Никольского (1937). Однако названные работы не захватывали Казахстана. В 1952 г. начато изучение тетраниховых клещей Южного Казахстана (Вайнштейн, 1954).

В настоящей работе изложены результаты исследований, проведенных в 1953 г. в Чимкентском, Сайрамском, Тюлькубасском и Георгиевском районах Южно-Казахстанской области. При определении материала, помимо литературных данных, использованы и некоторые препараты клещей, собранных в Грузии, любезно предоставленные в мое распоряжение Г. Ф. Рекком, за что я выражаю ему свою искреннюю признательность.

Ниже дается перечень обнаруженных видов и описание новых форм. В список не включен один вид рода Schizotetranychus (Eotetranychus), найденный на яблоне, систематическое положение которого еще не совсем ясно. Разделение клещей на семейства и роды принимается здесь по Г. Ф. Рекку (1950, 1952, 1952а).

Приводимые нами размеры представляют обычно среднее из десяти промеров. Рисунки лобных выступов, стилофоров и лапки 1 сделаны при помощи рисовального аппарата, остальные — от руки.

Семество Trichadenidae Oud.

1. Brevipalpus oudemansi Geijskes. Обнаружен на яблоне в Чимкентском, Сайрамском и Тюлькубасском районах. Благодаря своей малочисленности и малым размерам почти безвреден.

2. Tenuipalpus granati Sayed. Найден на гранатнике в Сайрамском районе.

Семейство Bryobiidae Reck

3. Bryobia longisetis Reck. Очень обычен на листьях шалфея (Salvia) во всех районах.

4. Bryobia redikorzevi Reck. Обнаружен во всех обследованных районах на яблоне. Кроме того, найден на груше, вишне, сливе, алыче, абрикосе, айве и миндале. Однако многоядность клеща Редикорцева довольно относительна. Хотя он повреждает разные плодовые культуры, но не в равной степени. Так, в сильно зараженном саду Келесского питомника 22 мая 1953 г. был произведен учет численности клеща на деревьях яблони и сливы, чередующихся в рядах друг с другом. Оказалось, что на яблоне среднее число клещей на лист составляло 14,64, а на сливе 1,5, т. е. в десять раз меньше.

5. Bryobia ulmophila Reck. Обнаружен на карагаче в г. Чимкенте.

6. Bryobia recki Wainstein, sp. n. Самка. Протеросома с хорошо выраженными округленно-конусовидными боковыми выступами (рис. 1, *а*). Лобный выступ длинный, его внешние лопасти (рис. 1, *б*), имеющие форму удлиненных прямоугольников с закругленными углами, не достигают срединной выемки; общая часть внутренних лопастей очень стройная, кпереди может слегка расширяться; внутренние лопасти (рис. 1, *в*) конусовидные, выемка между ними обычно заостренная. Все щетинки лобного выступа почти одинаковой длины. Раструбы перитрем (расширенная их часть, выдающаяся в хелицеральную воронку,— термин предложен Г. Ф. Рекком) цилиндрические, их длина в пять раз превышает диаметр. Стилофор (основание хелицер) овальный со слабой выемкой спереди. Складчатость тела хорошо выражена только на гистеросоме. Щетинки спины широковееровидные, изогнутые, их ширина почти равна длине (рис. 1, *г*). Задняя щетинка на тазике I узковеретеновидная, грубо опушенная. Остальные тазиковые щетинки голые, щетинковидные. Амбулакры когтевидные. Эмподий I укорочен, несет пару хетоидов (так я называю железистые волоски). Эмподии II—IV с двумя рядами хетоидов. Число щетинок на конечностях:

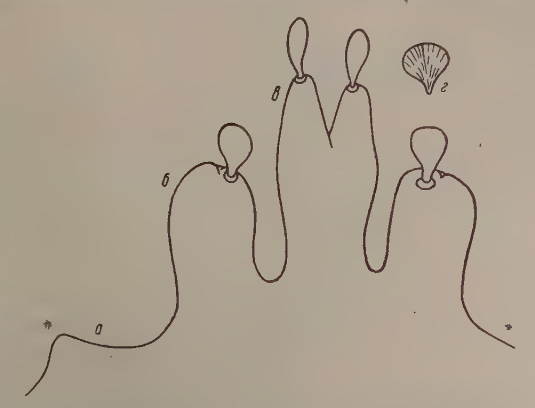


Рис. 1. Bryobia recki, sp. n. Объяснения см. в тексте

	Бедро	Колено	Голень	Лапка
Нога I	26 (30)	5	15 (16)	26 (27)
„ II	10 (12)	6	9	18
„ III	5	6	9	14
„ IV	5	6	9	14

Размеры в микронах: длина тела — 640, ширина — 406; длина стилофора — 114, ширина — 80; длина раструба перитремы — 47; длина ног: I — 697, II — 275, III — 295, IV — 348; длина лапки I — 134, голени I — 190, колена I — 59, бедра I — 295; длина внутренней спинной щетинки — 20.

Собран на чебреце (Thymus sp.) у села Коджори в Грузии 11 июля 1953 г. (Г. Ф. Рекк) и на лютике (Ranunculus sp.) у села Ванновка, Тюлькубасского района, Южно-Казахстанской области 28 мая 1953 г. (автор).

Тип — в Грузии на чебреце [1].

Самцы не обнаружены.

7. Bryobia pseudopraetiosa Wainstein, sp. n. Самка. Протеросома с хорошо выраженными боковыми выступами. Внешние лопасти лобного выступа (рис. 2, *а*) узкие, не достигают выемки между внутренними лопастями (рис. 2, *б*), последняя округлая. Щетинки внутренних лопастей составляют примерно $^3/_4$ внешних. Стилофор яйцевидный, спереди с выемкой или без нее (рис. 2, *в*). Раструбы перитрем (рис. 2, *г*) цилиндрические, стройные, их длина превышает диаметр не менее чем в пять раз. Складчатость тела на гистеросоме грубая, на проподосоме мало

[1] После написания данной статьи B. recki был обнаружен автором в окрестностях Алма-Аты на различных травянистых растениях и в Москве (сборы И. И. Антоновой) на колокольчике.

заметная. Дорсальные щетинки тела вееровидные, изогнутые (рис. 2, *д*); их ширина составляет примерно 60% длины. Эмподий I короткий, с двумя хетоидами. Эмподии II—IV с двумя рядами хетоидов. Амбулакры когтевидные. Задняя щетинка на тазике I веретеновидная, грубо опушен-

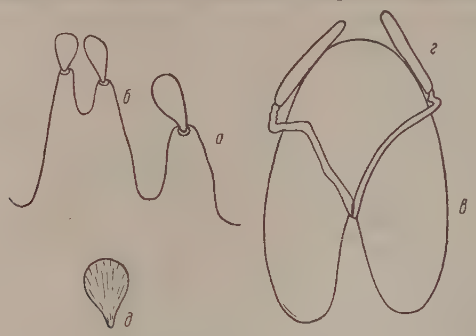


Рис. 2. Bryobia pseudopraetiosa, sp. n. Объяснения см. в тексте

ная. Остальные тазиковые щетинки голые, щетинковидные. Число щетинок на конечностях:

Нога I:	22	8	16	27
„ II:	11	6	9	18
„ III:	5	6	9	14
„ IV:	5	6	9	14

Размеры в микронах: длина тела — 750 (700—800), ширина тела — 500 (450—550); длина стилофора — 133, ширина — 92; длина раструба перитремы — 44; длина ног: I — 708 (675—745), II — 346, III — 361, IV — 420; длина лапки I — 141, голени I — 186, колена I — 90, бедра I — 260; длина внутренней спинной щетинки — 27.

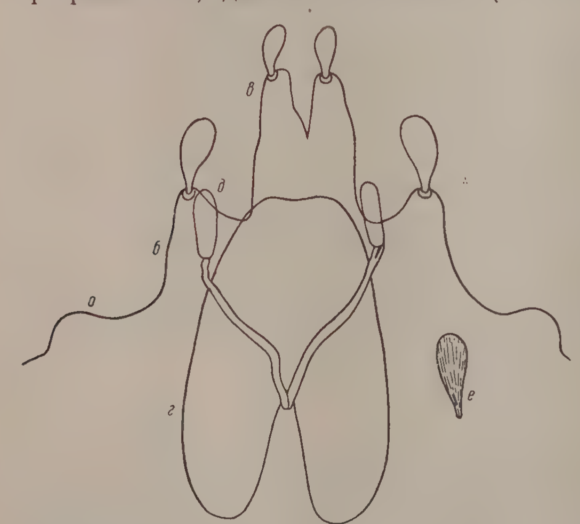


Рис. 3. Bryobia zachvatkini, sp. n. Объяснения см. в тексте

Собран в Чимкентском и Сарыагачском районах на различных двудольных травах: мальве, осоте, зонтичных и др.

Самец не обнаружен.

8. Bryobia zachvatkini Wainstein, sp. n. Самка. Протеросома с хорошо выраженными полушаровидными боковыми выступами (рис. 3, *а*). Внешние лопасти лобного выступа (рис. 3, *б*) широкие, треугольные, не достигают выемки между внутренними лопастями, внутренние лопасти (рис. 3 *в*) узкие конусовидные, выемка между ними острая. Щетинки на внешних лопастях примерно в 1,5 раза длиннее щетинок на внутренних. Стилофор овальный, с пологой выемкой на вершине

(рис. 3, *г*). Раструбы перитрем удлиненно-овальные (рис. 3, *д*), их длина втрое превышает диаметр. Складчатость тела хорошо выражена лишь на гистеросоме. Дорсальные щетинки туловища узковееровидные (рис. 3, *е*), их ширина составляет $^1/_3$ длины. Эмподий I короткий, с парой хетоидов, эмподии II—IV с двумя рядами хетоидов. Амбулакры когтевидные. Число щетинок на конечностях:

Нога I:	20	8	15	28
„ II:	11	6	9	18
„ III:	5	6	9	14
„ IV:	5	6	9	14

Размеры в микронах: длина тела — 808, ширина — 588; длина стилофора — 151, ширина — 101; длина раструба перитремы — 29; длина ног: I — 777, II — 399, III — 441, IV — 546; длина лапки I — 155, голени I — 189, колена I — 109, бедра I — 277; длина внутренней спинной щетинки — 33.

Описывается по одной самке, найденной на мяте (Mentha sp.) в предгорьях Георгиевского района (село Блинково).

Семейство Tetranychidae Donn.

9. Tetranychus crataegi Hirst (= T. viennensis Zacher). Широко распространен по области. Обнаружен на яблоне, груше, вишне, грецком орехе и клубнике. Сильнее всего размножается на сливе.

10. Tetranychus urticae Koch. Обнаружен почти на всех сорных и огородно-бахчевых растениях. Из древесных пород сильнее других повреждаются карагач и тополь. На плодовых культурах практически отсутствует, хотя и может здесь размножаться.

11. Schizotetranychus (s. str.) smirnovi Wainstein. Обнаружен на абрикосе, яблоне и грецком орехе в Чимкентском и Сайрамском районах.

12. Schizotetranychus (s. str.) textor Wainstein. Повреждает лох в Чимкентском и Сайрамском районах.

13. Schizotetranychus (Eotetranychus) salicicola Zacher. Повреждает черный тополь, белый тополь и иву. На последней породе этот вид размножается в массе, вызывая преждевременное пожелтение и опадение листвы, что наблюдалось в г. Чимкенте и в Манкенте (Сайрамский район).

14. Schizotetranychus (Eotetranychus) latifrons Wainstein. Обнаружен на шиповнике в окрестностях г. Чимкента.

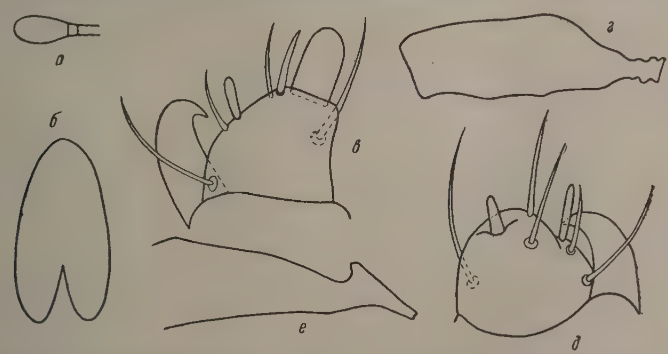


Рис. 4. Schizotetranychus rajae, sp. n. Объяснения см. в тексте

15. Schizotetranychus (Eotetranychus) rajae Wainstein, sp. n. Самка. Пиретремы (рис. 4, *а*) не разветвленные, на вершине

не отогнуты, с расширенной камерой овальной формы, перед которой расположена цилиндрическая камера; длина последней не больше ее диаметра. Стилофор (рис. 4, *б*) удлиненно-яйцевидный, спереди без выемки и вогнутостей. Хетофор (лапка педипальпы) несет очень крупную булаву (рис. 4, *в*), диаметр которой составляет $^1/_3$ диаметра хетофора; форма булавы цилиндрическая, с округлой вершиной, длина почти вдвое превышает диаметр; шильце (приверетенная щетинка) длиннее веретена, но не длиннее булавы; веретено в длину равно $^2/_3$ булавы; шипики примерно равны по длине булаве. Лапка I в профиль изображена на рис. 4, *г*, ее длина (без претарзуса) в 2,5 раза больше толщины. Передняя макрохета равна по длине лапке с коготком, задняя на $^1/_4$ короче. Передняя микрохета составляет в длину $^1/_4$ макрохеты, а задняя длиннее передней на $^1/_3$. Эмподий I разделен на две ветви, каждая из которых состоит из трех примерно равных игл. Дорсальные щетинки туловища слабо опушены, расположены не на бугорках. Число щетинок на конечностях:

Нога I:	10	5	10	19
„ II:	7	5	8	15
„ III:	4	4	6	11
„ IV:	3	4	7	11

Размеры в микронах: длина тела — 335, ширина — 187; длина стилофора — 100, ширина — 55; длина ног: I — 200, II — 160, III — 172, IV — 198; длина лапки I — 55, голени I — 38, колена I — 30, бедра I — 62; длина щетинок: теменных — 58, внутренних лопаточных — 88, хвостовых — 55.

Самец. Число щетинок на конечностях то же, что и у самок, кроме лапки I — 20 и голени I — 12. Булава хетофора (рис. 4, *д*) стройная, округло-конусовидная, почти втрое короче шипиков; веретено стройное, слабо веретеновидное, почти равно по длине шильцу и в 1,5 раза длиннее булавы. Пенис (рис. 4, *е*) короткий, с очень слабо выраженным крючком и с крупной бородкой, развитой в дистальном направлении сильнее, чем в проксимальном.

Размеры в микронах: длина тела — 267, длина стилофора — 76; длина ног: I — 178, II — 143, III — 149, IV — 178; длина лапки 1 — 46, голени 1 — 34, колена I — 30, бедра I — 55; длина щетинок: теменных — 46, внутренних лопаточных — 74, хвостовых — 30; длина пениса — 10.

Собран на поросли карагача (Ulmus sp.) вблизи г. Чимкента.

Metatetranychoides Wainstein, subgen. n.

Среди паутинных клещей имеется два рода, эмподиальный коготок которых устроен одинаково, но отлично от всех других родов семейства. Это Paratetranychus Zacher, 1913 и Metatetranychus Oudemans, 1931. Эмподий их когтевидный, не расщепленный и несет вблизи основания пучок игл, направленных вентрально. Это сходство послужило для Мак-Грегора (McGregor, 1950) основанием для объединения обоих родов в один, тем более, что и устройство перитрем у них сходное. Однако есть один признак, резко разделяющий эти роды: у Metatetranychus имеются хвостовые щетинки, у Paratetranychus — их нет. Кроме того, все известные виды Metatetranychus обладают сильно выпуклой спиной и толстыми, длинными, грубо опушенными спинными щетинками, которые помещаются в воронкообразных углублениях на вершинах бугорков. У большинства видов Paratetranychus спина слабо выпуклая, спинные щетинки значительно тоньше, короче, едва заметно опушены и помещаются не на бугорках. Однако есть виды, спинные щетинки которых устроены, как у Metatetranychus; виды эти отличаются от Metatetranychus только отсутствием хвостовых щетинок. Поэтому считаю правильным выделить их в особый подрод Metatetranychoides.

Приведу кратко отличительные признаки этих родов и подродов.

1 (2). Хвостовые щетинки имеются, спина сильно выпуклая, щетинки на ней длинные, толстые, грубо опушенные, помещаются на бугорках . . . . род **Metatetranychus** Oud.
2 (1). Хвостовые щетинки отсутствуют . род **Paratetranychus** Zach.
3 (4). Спина сильно выпуклая, несет грубо опушенные, длинные и толстые щетинки, помещающиеся на бугорках. . . . . подрод **Metatetranychoides**, n.
4 (3). Спина слабо выпуклая, несет слабо опушенные щетинки умеренных размеров, помещающиеся не на бугорках . . . . подрод **Paratetranychus**, s. str.

Общими для обоих родов признаками являются следующие: эмподий когтевидный, не расщепленный на вершине, с вентральным пучком игл у основания; перитремы не разветвленные, с одной утолщенной камерой.

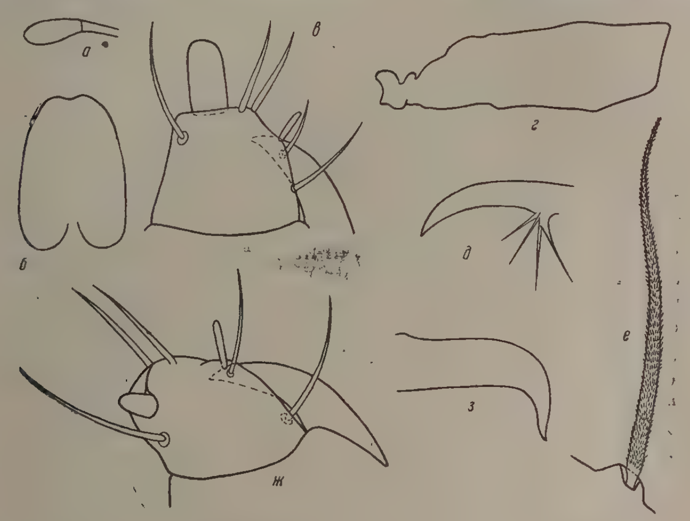


Рис. 5. Paratetranychus quercifolius, sp. n. Объяснения см. в тексте

Тип подрода Metatetranychoides — P. (M.) quercifolius Wainstein, sp. n., описание которого дается ниже. Кроме него, отношу сюда P. longiclavatus Reck, 1953, и провизорно — P. ilicis McGregor, 1917.

16. P a r a t e t r a n y c h u s (M e t a t e t r a n y c h o i d e s) q u e r c i f o l i u s Wainstein, sp. n. Самка. Прижизненный цвет темнозеленый, почти оливковый. Тело овальной формы, спина сильно выпуклая. Перитремы (рис. 5, *а*) у вершины не разветвлены, слабо отогнуты вниз, несут одну незначительно утолщенную овальную камеру. Стилофор (рис. 5, *б*) округло-трапецоидальный, с выемкой на вершине. Хетофор (рис. 5, *в*) шире своей длины; булава цилиндрическая, массивная, в два раза длиннее своего диаметра, короче шипиков; веретено стройное, вдвое короче булавы; шильце короче булавы. Внутренняя щетинка (расположена на стороне, противоположной коготку голени) ближе к вершине лапки, чем к основанию. Лапка I в профиль (рис. 5, *г*) в 3,5 раза длиннее своей толщины; ее передняя макрохета по длине равна лапке без коготка, задняя — вдвое короче. Передняя микрохета в четыре-пять раз, а задняя в три-четыре раза короче соответствующих макрохет. Эмподий I когтевидный (рис. 5, *д*), длиннее половины амбулакральных хетоидов, у основания несет пучок (четыре пары?) игл. Макрохета на лапке II в четыре раза длиннее микро-

хеты и вдвое короче лапки. Дорсальные щетинки (рис. 5, *е*) крупные, грубо опушенные, помещаются в воронкообразных углублениях на бугорках. Число щетинок на конечностях:

Нога I:	7	4	8	16
„ II:	6	4	5	14
„ III:	2	2	5	9
„ IV:	1	2	5	9

Размеры в микронах: длина тела — 373, ширина — 243; длина стилофора — 78, ширина — 51; длина ног: I—240, II — 180, III — 194, IV — 208; длина лапки I—64, голени I—43, колена I—37, бедра I—80; длина щетинок: теменных — 78, внутренних лопаточных — 123, внутренних крестцовых — 74.

Самец. Хетофор (рис. 5, *ж*) несет небольшую, кверху слабо суживающуюся булаву, длина которой вдвое превышает диаметр и почти втрое меньше длины шипиков; веретено вдвое короче шипиков, длиннее булавы и расположено очень близко к шильцу. Передняя макрохета на лапке I почти равна по длине лапке, задняя на 1/3 короче; микрохеты составляют в длину примерно 1/3 задней макрохеты. Число щетинок на конечностях то же, что и у самки, кроме голени I—11, лапки I—18, лапки II—15. Пенис (рис. 5, *з*) короткий, с крючком вниз.

Размеры в микронах: длина тела — 238, ширина — 146; длина стилофора — 55, ширина — 37; длина ног: I—205, II — 153, III — 167, IV — 180; длина лапки I—55, голени I—37, колена I—30, бедра I—70; длина щетинок: теменных — 53, внутренних лопаточных — 79, внутренних крестцовых — 41; длина пениса — 9. Собран на дубе в г. Чимкенте.

17. Paratetranychus (s. str.) tshimkenticus Wainstein, sp. n. Самка. Прижизненный цвет тела темный краснобурый, конечности светлые. Форма тела овальная, спина уплощенная. Перитремы длинные, многокамерные, на конце не разветвленные, с одной слабо утолщенной камерой, изогнуты вниз так, что при осмотре в профиль почти достигают нижнего края стилофора. Последний яйцевидный (рис. 6, *а*), спереди с выемкой и с желобком вдоль средней линии. Задний край стилофора плохо выделяется. Хетофор (рис. 6, *б*) маленький, его диаметр у основания

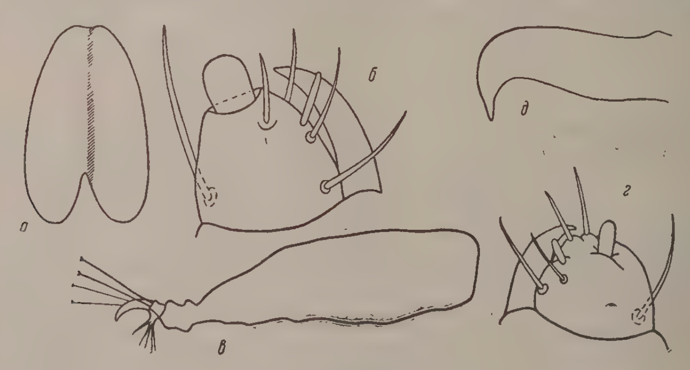


Рис. 6. Paratetranychus tshimkenticus, sp. n. Объяснения см. в тексте

больше высоты. Булава массивная, к основанию слабо сужена, с округлой вершиной; ее диаметр составляет 3/4 длины. Шипики разной длины, расположены в углублениях. Веретено стройное, по длине лишь немного меньше булавы. Шильце длиннее булавы. Внутренняя щетинка расположена ближе к основанию, чем к вершине хетофора. Лапка I в профиль изображена на рис. 6, *в*, ее длина (без коготка) в четыре раза больше толщины. Эмподий I стройный, когтевидный, примерно вдвое короче хето-

идов, несет у основания пучок (пять пар?) игл, из которых самая длинная — вторая — равна коготку или чуть длиннее его. Передняя макрохета по длине равна лапке без претарзуса, задняя на $^1/_3$ короче. Микрохеты в три раза короче макрохет. Макрохета лапки II на $^1/_3$ короче лапки и в три-четыре раза длиннее микрохеты. Дорсальные щетинки опушенные, расположены не на бугорках. Число щетинок на конечностях:

Нога I:	8	5	8	16
„ II:	6	5	5	14
„ III:	2	2	5	9
„ IV:	1	2	5	9

Размеры в микронах: длина тела — 420, ширина — 270, длина стилофора — 102, ширина — 65; длина ног: 1—272, II — 210, III — 225, IV — 243; длина лапки 1—71, голени 1—50, колена 1—46, бедра 1—87; длина щетинок: теменных — 85, внутренних лопаточных — 112, внутренних крестцовых — 95.

Самец. Булава (рис. 6, *г*) маленькая, цилиндрическая, помещается в углублении хетофора, ее длина вдвое больше диаметра и вдвое меньше длины шипиков; веретено стройное, немногим короче булавы. Передняя макрохета на лапке 1 составляет $^3/_4$ длины лапки и в четыре-пять раз длиннее микрохеты; задняя макрохета на $^1/_3$ короче передней и в три раза длиннее микрохеты. Число щетинок на конечностях то же, что у самки, за исключением голени 1—11 и лапки 1—18. Пенис (рис. 6, *д*) короткий, с крючком вниз, без бородки, основная доля выражена слабо.

Размеры в микронах: длина тела — 310, ширина — 163; длина стилофора — 77, ширина — 50; длина ног: 1—253, II — 206, III — 222, IV — 241; длина лапки 1—62, голени 1—46, колена 1—42, бедра 1—87; длина щетинок: теменных — 69, внутренних лопаточных — 90, внутренних крестцовых — 58; длина пениса — 10.

Собран на карагаче (Ulmus sp.) в г. Чимкенте.

Литература

Вайнштейн Б. А., 1954. Паутинные клещи, вредящие плодовым культурам в Южном Казахстане, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 2.

Рекк Г. Ф., 1950. Материалы к фауне паутинных клещей Грузии, Тр. Ин-та зоол. АН Грузинск. ССР, т. IX.— 1952. О некоторых основах классификации тетраниховых клещей, Сообщ. АН Грузинск.ССР, т. VIII, № 7.— 1952а. Сбор и определение паутинных и плоских клещей, вредящих древесной растительности, Изд-во АН СССР, М—Л.

Угаров А. А., 1937. Среднеазиатский паутинный клещ (видовой состав), Соц. наука и техника, № 9, Ташкент.

Угаров А. А. и Никольский В. В., 1937. К систематике среднеазиатского паутинного клещика, Сб. «Вопросы защиты хлопчатника», ВИЗР, Среднеазиатск. СТАЗР, Тр., вып. 2, Ташкент.

McGregor E. A., 1950. Mites of the family Tetranychidae, Amer. Mid. Nat., 44(2).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

НОВЫЕ ЖУКИ-ДОЛГОНОСИКИ (CURCULIONIDAE, COLEOPTERA) ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

М. Е. ТЕР-МИНАСЯН

Зоологический институт АН СССР

В материале из Приморского края, переданном мне для определения А. И. Куренцовым, оказались новые для фауны СССР долгоносики из подсемейства Zygopinae (Dentisca serridens T.-M., gen. et sp. n.) и Magdalinae (Paramagdalis fortipes T.-M., gen. et sp. n.), описанию которых посвящена настоящая статья.

Типы описываемых видов находятся в коллекции Зоологического института АН СССР в Ленинграде.

Dentisca Ter-Minassian, gen. n.

Продолговато-овальный, черный, верх в золотисто-желтых чешуйчатых пятнах, низ в овальных белых чешуйках. Голова с большими овальными глазами, на верхней стороне головы сильно сближенными; лоб между ними в виде правильного овала, а не узкой линии, как у близких родов. Виски не укорочены, глаза значительно отдалены от переднего края переднеспинки. Усики прикреплены по бокам головотрубки близ ее середины, жгутик их шестичлениковый. Переднеспинка с сильно шарообразно выпуклыми боками; ширина переднеспинки посредине превышает ширину плеч. Переднегрудь без бороздки для вкладывания головотрубки. Надкрылья от плеч постепенно сужены назад. Ноги тонкие, длинные, все бедра с зубцом, особенно крупным, с пиловидно зазубренным задним краем на задних бедрах (рис. 1). Стерниты II и III брюшка с загнутыми назад боковыми краями. Пигидий прикрыт надкрыльями.



Рис. 1. Dentisca serridens T.-M., gen. et sp. n., ♂. Задняя нога

От близкого рода Euryommatus Rog. хорошо отличается овальным лбом, разъединяющим глаза, крупной, сильно шаровидно выпуклой по бокам переднеспинкой, большим пиловидно зазубренным зубцом на задних бедрах, более продолговатым телом, удлиненными, не сердцевидно суженными надкрыльями и общими значительно более крупными размерами.

Dentisca serridens Ter-Minassian, sp. n. (рис. 2)

Самец. Черный, снизу покрыт овальными желтовато-белыми чешуйками; сверху толстые желтые волоски образуют узкую линию по середине переднеспинки и покрывают ее бока. На надкрыльях золотисто-желтые чешуйки образуют пятна неясной формы. Головотрубка едва длиннее переднеспинки, изогнутая, к вершине слегка расширенная и уплощенная, с грубо точечными боками, с гладкой средней килевидной линией и такой

же вершиной. Первый-второй членики жгутика усиков равны по длине между собой и порознь равны трем следующим, вместе взятым; третий-шестой членики небольшие, равны между собой; булава овальная, первый ее членик со стеблевидно узким удлиненным основанием. Голова с большими глазами, полуовально вырезанными на лбу и сильно сближенными сверху. Голова густо- и мелкоточечная. Переднеспинка посредине значительно шире своей длины, с сильно закругленными боками, сверху выпуклая, с тонким килем посредине, с явственной перетяжкой перед вершиной, вся густо- и крупноточечная. Щиток крупный, продолговатый с небольшим вырезом у вершины. Надкрылья немного менее чем вдвое (в 1,6—1,7 раза) длиннее общей ширины в плечах, от плеч постепенно слабо ужены назад, вершины их порознь закруглены, со слабым общим вдавлением за щитком, с очень глубокими точечными бороздками, в которых точки ямкообразно углублены, блестящие, промежутки между ними возвышены, покрыты блестящими зернышками. Все бедра с сильными зубцами, на задних бедрах зубец особенно крупный с пиловидно зазубренным задним краем. Голени, особенно задние, с крупным загнутым внутрь зубцом на наружном крае и заметно изогнутым внутренним краем. Пигидий прикрыт надкрыльями. Последний стернит с двумя бугорками перед вершиной. Длина — 7,3—9 мм.



Рис. 2. Dentisca serridens Т.-М., gen. et sp. n., ♂

Самка. Головотрубка длиннее, сверху блестящая, бока ее мельче и более редкоточечные, последний стернит без бугорков.



Рис. 3. Paramagdalis fortipes Т.-М., gen. et sp. n., ♂. Передняя голень



Рис. 4. Paramagdalis fortipes Т.-М., gen. et sp. n., ♂. Средняя голень



Рис. 5. Paramagdalis fortipes Т.-М., gen. et sp. n., ♂. Задняя голень

СССР: Приморский край — Супутинский заповедник, 8.VIII. 1954, на Acer mono (3 ♀, 1 ♂ — типы; А. И. Куренцов); Уссури до р. Ирмы (1 ♀; Маак).

Paramagdalis Ter-Minassian, gen. n.

Узкий, продолговатый, параллельносторонний. Верх в редких желтоватых волосках. Головотрубка короткая, не длиннее головы, толстая, прямая, направлена вниз. Глаза овальные, расположены по бокам головы. Усиковая ямка направлена косо вниз; жгутик усиков семичлениковый. Надкрылья почти в три раза длиннее переднеспинки, с параллельными боками, перед вершиной с явственным предвершинным бугорком. Ноги короткие, широкие. Все бедра у вершины с небольшим зубцом, загнутым к вершине бедра, явственно уплощены; внешний край бедер образует киль, голени короче бедер, широкие, уплощенные, внешний и внутренний края голеней заострены в виде явственных тонких килей, наружный край вершины голеней с острым, довольно крупным, загнутым внутрь зубцом (рис. 3); вершины средних (рис. 4) и задних (рис. 5) голеней снаружи перед зубцом образуют небольшой угол, вследствие чего зубец оказывается расположенным ближе к середине голени. Лапки широкие, третий членик широко двулопастный, последний членик длинный, значительно (почти вдвое) превышает длину предыдущего. Коготки не сросшиеся, без зубца у основания.

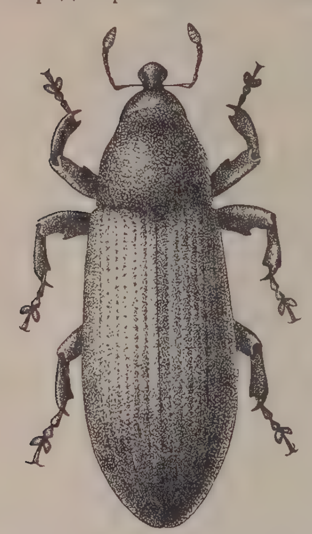


Рис. 6. Paramagdalis fortipes T.-M., gen. et sp. n., ♂

По форме зубца на бедрах и голенях, отсутствию чешуйчатого и слабому развитию волосяного покрова, хорошо развитому длинному когтевому членику близок к роду Magdalis, от которого хорошо отличается широкими плоскими голенями с килями на наружном и внутреннем крае, закругленно-суженными вместе с вершинами надкрылий, с бугорком перед вершиной, в то время как у представителей рода Magdalis надкрылья от плеч постепенно явственно расширены, с закругленными в отдельности вершинами.

Paramagdalis fortipes Ter-Minassian, sp. n. (рис. 6)

Весь красновато-коричневый, переднеспинка и надкрылья покрыты редкими, короткими волосками. Головотрубка толстая, короткая, заметно короче передних бедер, сверху явственно выпуклая, у вершины слегка расширенная, довольно густо покрыта некрупными точками, блестящая. Глаза довольно крупные, овальные, не выступают за контуры головы. Стебелек усиков длинный, равен первому-третьему членикам жгутика; первый и второй членики жгутика равны по длине между собой и значительно длиннее остальных; третий-восьмой членики жгутика почти равны между собой по длине, продолговатые, последний членик поперечный. Булава усиков крупная, овальная, опушенная. Переднеспинка на $^1/_4$ шире своей длины, с параллельными до вершинной трети боками, в вершинной трети резко сужена, с явственно выпуклым диском; вся переднеспинка довольно мелкозернистая. Щиток полукруглый. Надкрылья в 2,4 раза длиннее общей ширины плеч, от плеч параллельносторонние до вершинной трети, здесь слегка расширены, затем вместе сужены к вершине, с узкими прямыми бороздками, промежутки между которыми широкие, плоские, густоточечно-морщинистые. Ноги короткие, все бедра с загнутым к вершине зубцом, голени с довольно крупным загнутым зубцом на наружном крае, ноги густо- и груботочечные. Зубцы на вершине голеней снаружи усажены рядом щетинок. Брюшко густо- и груботочечное. Длина 6—8 мм.

СССР: Приморье, «Кедровая падь» (4 ♀, 2 ♂ — типы; А. И. Куренцов). Развивается под корой нижних усыхающих ветвей монгольского дуба.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЛИЧИНКИ ЛИСТОГРЫЗА CHLOROPTERUS VERSICOLOR F. MOR., ОБУСЛОВЛЕННЫЕ ОБИТАНИЕМ В ПОЧВЕ

М. С. ГИЛЯРОВ и Г. Ф. КУРЧЕВА

Лаборатория морфологии беспозвоночных Института морфологии животных АН СССР

Во время почвенно-зоологических исследований в районе Деркульской научной станции Института леса АН СССР (Ворошиловградская область, Беловодский район) в засоленной почве (солонцы, переходящие в солончаки) пойменного луга р. Деркула был обнаружен в массовом количестве листогрыз Chloropterus versicolor F. Mor. Так, в пробе в 1 см^2 (7 июня 1952 г.) оказалось 58 личинок этого насекомого, 59 куколок и девять жуков (пять в травяном покрове и четыре в почвенном слое 0—10 см), причем большинство последних были недавно вылупившимися (имели мягкие, нежные покровы и чрезвычайно бледную окраску).

Поскольку личинки подсемейства Eumolpinae, к которому относится Ch. versicolor F. Mor., подробно не описаны [1], а строение их представляет несомненный интерес как пример далеко идущей конвергенции со Scarabaeidae, с которыми при недостаточно глубоком анализе энтомологических материалов почвенных раскопок их легко спутать, приводим описание морфологических особенностей личинки Ch. versicolor F. Mor.

Тело относительно толстое, стройное, С-образно изогнутое, белое или кремоватое, с мягкими складчатыми покровами и редкими шипиками и щетинками (рис. 1).

Голова гипогнатическая, свободная, бледножелтого цвета, блестящая, с едва заметным вдавленным эпикраниальным и почти неразличимыми лобными швами. Передняя часть лба сильно хитинизирована, темнокоричневого цвета, утолщена в виде валика с килем, идущим вдоль всей его длины и с поперечными морщинками спереди (рис. 2, *А*). Количество щетинок на головной капсуле невелико, их расположение показано на рис. 2, *А*. Наличник в виде тонкой прозрачной пластинки, трапециевидный (длина почти в три раза более ширины), с четырьмя щетинками у основания. Глазки отсутствуют.

Усики маленькие, двучлениковые. Основной членик цилиндрический. На перепончатой вершине его прикреплен второй членик (длина и диаметр которого вдвое меньше), несущий на вершине четыре щетинки, и рядом с ним большая чувствующая папилла (рис. 2, *Б*).

Верхняя губа (рис. 2, *А*), основание которой прикрыто наличником, полукруглая, с шестью щетинками вдоль средней линии на дорсальной поверхности и с рядом шипиков по переднему краю — на вентральной.

Верхние челюсти (рис. 2,*В*) сильно хитинизированы, вершина их слабо двузубчатая. Внутренний режущий край в верхней части пильчатый (со

---

[1] В нашей литературе имеется лишь очень краткое описание личинки I возраста Lefevrella amygdalis D. Oglob. (Семенов и Оглоблин, 1941), по которому нельзя составить представления о специфике строения личинок Eumolpinae.

временем стирается), посредине с тупым зубцом. На дорсальной поверхности челюсти пара щетинок. Сочленовный бугорок (condyle) и сочленовная ямка (ginglymus) хорошо развиты.

Проксимальная часть нижней челюсти состоит из сросшихся cardo и stipes (за последнее принимаем часть, несущую три щетинки) (рис. 2, *Г*). На расширенном palpiger находится четырехчлениковый щупик (palpus maxillaris) с тремя щетинками на основном и двумя — на третьем членике; galea срослась с palpiger; lacinia меньше и расположена на дорсальной стороне galea, с которой срослась.



Рис. 1. Личинка листогрыза Chloropterus versicolor F. Mor. (общий вид)

Нижняя губа (рис. 2, *Г*) представляет сплошную слитную пластинку. Как подбородок (submentum) можно выделить проксимальную часть, несущую на боковых краях по три щетинки [по гомологизации Ван Эмдена (F. I. van Emden, 1942) для личинки Psylliodes]. Маленький подбородок (mentum) с двумя щетинками. Губные щупики (palpi labiales) редуцированы — одночлениковые. Перед ними три пары очень маленьких щетинок.

Тергит грудного сегмента I не складчатый, гладкий, блестящий, с небольшим количеством щетинок (рис. 1). У основания ног по мозолистому бугорку, сильнее хитинизированному, чем окружающие покровы. Тергиты последующих грудных и восьми первых брюшных сегментов складчатые (три — пять складок) и несут шипики и щетинки (последние на приподнятых частях складок; рис. 2, *Ж*). Эпиплеврит среднегруди, подходящий под задний край переднегрудного тергита, несет крупное округлое коричневое дыхальце. Дыхальца (рис. 2, *Д*) на первых восьми брюшных сегментах мельче, величина их убывает спереди назад. Валикообразно выступающие стерниты на этих же сегментах густо покрыты длинными коричневыми щетинками. Брюшной сегмент X (рис. 2, *Ж*) заканчивается трехлучевым анальным отверстием. В полях между лучами последнего находятся бугры, покрытые неправильными концентрическими рядами коротких толстых опорных шипиков. На сегменте IX бугорки с неровными рядами шипиков образуют кольцо, охватывающее сегмент X. На эпиплеврах сегмента VIII также имеются опорные шипики.

Все три пары ног одинаковы и состоят из тазика, вертлуга, бедра, голенелапки (tibiotarsus) и коготка (рис. 2, *Е*). Тазики несут спереди три небольшие и сзади две очень маленькие щетинки. Вертлуги имеют небольшую щетинку сзади, такую же (передняя) и длинную (задняя) щетинки — по внутреннему краю. На бедрах расположены спереди и сзади близ вершины по две щетинки по наружному краю и посредине и две (задняя длинная) — по внутреннему краю. Граница между вертлугом и бедром трудно различима. Голенелапки несут две небольшие

щетинки на середине и две короткие и толстые на самой вершине по наружному краю, три мощные щетинки по внутреннему краю и такую же — сзади у вершины. Коготок довольно длинный, слабо серпообразно изогнутый, с одной мощной щетинкой внутри близ основания.

Длина личинки — до 8 мм.

В противоположность большинству личинок листогрызов, ведущих открытый образ жизни или живущих в тканях растений, личинки пред-

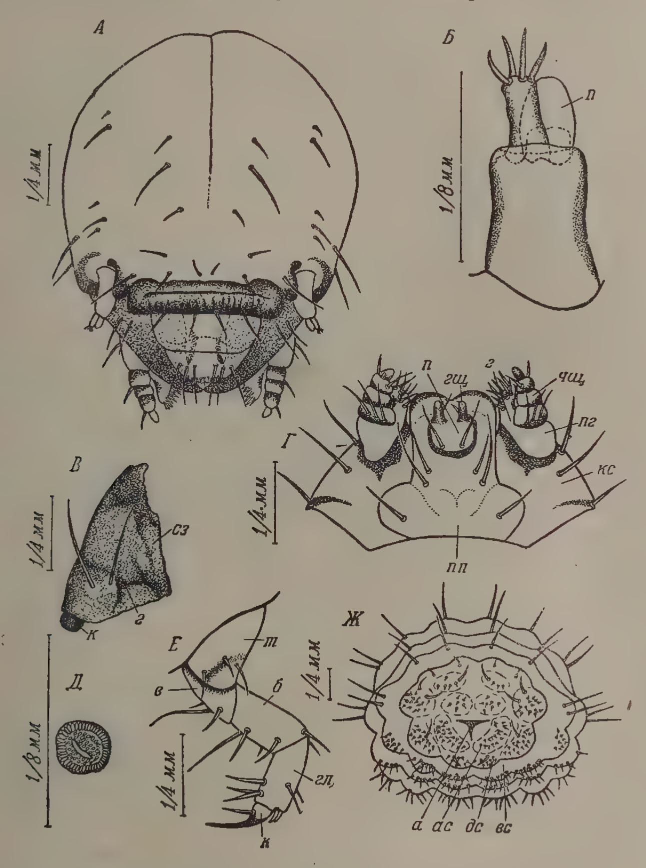


Рис. 2. Личинка листогрыза Chloropterus versicolor F. Mor.

А — голова; *Б* — усик (левый): *п* — чувствующая папилла; *В* — верхняя челюсть (левая): *сз* — серединный зубец, *к* — кондиле, *г* — гинглимус; *Г* — нижние челюсти и нижняя губа: *кс* — кардостипес, *пг* — пальпигер, *чщ* — челюстной щупик, *пп* — подподбородок, *п* — подбородок, *гщ* — губной щупик; *Д* — дыхальце; *Е* — нога, вид спереди: *т* — тазик, *в* — вертлуг, *б* — бедро, *гл* — голенелапка, *к* — коготок; *Ж* — задний конец тела: *а* — анальное отверстие, *ас* — анальный сегмент, *дс* — IX и *вс* — VIII брюшные сегменты

ставителей подсемейства Eumolpinae обитают преимущественно в почве, питаясь корнями растений. В отличие от более или менее темноокрашенных открытоживущих личинок листогрызов, тело которых бывает плоским или вальковатым, личинки Eumolpinae, характерным примером которых может служить описанная выше личинка Ch. versicolor F. Mor., имеют непигментированное С-образное тело с очень слабо хитинизированными покровами и по общему облику напоминают почвообитающих личинок пластинчатоусых и долгоносиков. Это сходство определяется сходством условий среды и образа жизни.

Личинки некоторых видов Eumolpinae зарегистрированы как вредители. Так, например, в Америке личинки Rhabdopterus picipes Ol. изве-

стны как вредители корней черники (H. B. Scammel, 1924), личинки Colaspis brunnea F.[2] вредят корням многих видов полевых и садовых культурных растений (C. Metcalf a. W. Flint, 1928). Приводимые указанными авторами фотографии этих личинок показывают их большое общее сходство с личинками пластинчатоусых.

Сходство с личинками пластинчатоусых некоторых Eumolpinae отмечалось и прежними исследователями. Так, Ксамбе (Xambeu) писал, что личинки Chrysochus pretiosus F. «живут в почве, питаясь корнями, как личинки Rhizotrogini, на которых они очень похожи» (по D. Sharp, 1912). Эти черты сходства, определяемые прежде всего сходным характером передвижения личинок в почве, что́ и приводит к выработке C-образной формы (подробно разобрано у Гилярова, 1949), не ограничиваются общей конфигурацией тела, а охватывают целый ряд коррелятивно связанных признаков организации. Так, для почвообитающих личинок Scarabaeidae и Curculionidae характерна высокая степень слитности головной капсулы, что́ определяется, с одной стороны, тем, что основными органами рыхления почвы являются мандибулы, а с другой стороны, тем, что, именно головная капсула принимает на себя основное трение при прорывании хода в почве.

Строение черепной коробки, наличие только короткого теменного шва у личинки Ch. versicolor чрезвычайно напоминает строение черепной коробки у личинок ряда короткохоботных долгоносиков, например, у изображенных Ван Эмденом (1952) личинок Pantomorus и Mesagroicus.

Характерная редукция числа члеников антенн у личинок Ch. versicolor в сравнении с таковым открытоживущих личинок Chrysomelidae прослеживается как общая тенденция с упрощением образа жизни также у личинок Lamellicornia и наиболее ярко выражена у личинок долгоносиков, у которых от антенн сохраняется только базальная мембрана с чувствующими папиллами.

Разделение тергитов на складки, увеличивающее полезное трение при фиксации положения тела во время прокладывания хода у личинок Ch. versicolor, позволяющее прочно и эластично упираться в стенки прокладываемого хода, в принципе такое же, как и разделение на складки тела у личинок хрущей (ср. W. Leisewitz, 1906), и особенно близко к складчатости спинной поверхности личинок Curculionidae-Adelognathi.

Как и у личинок долгоносиков, переднеспинка представлена сплошным гладким щитом (испытывающим трение при откалывании частиц почвы движениями головы). Остальные же сегменты разделены, как у короткохоботных долгоносиков, на бугорчатые складки, гомологизация которых с принятыми в литературе обозначениями склеритов (W. H. Anderson, 1947) сомнительна. Как у личинок долгоносиков и пластинчатоусых, складчатость тергитов лучше всего выражена у средних сегментов тела.

Очень показательные черты сходства могут быть прослежены на примере строения последних сегментов. Конечный, вентрально направленный небольшой анальный сегмент, как бы охватывающий его сегмент IX брюшка и даже направленные в сторону анального сегмента боковые мозоли сегмента VIII покрыты неправильными концентрическими рядами прочных опорных шипиков.

Прогрессивное развитие опорных хитиновых шипиков на вентральной стороне последнего сегмента характерно для активно прокладывающих в почве ходы личинок пластинчатоусых, наличие хитинизированных бугорков — для личинок долгоносиков (например, Catapionus), и потому развитие подобных образований на заднем конце тела личинки Ch. versicolor, конечно, не случайно, а связано со специфическими особенно-

---

[2] В последнее время Colaspidae многими авторами выделяются в особое, хотя и близкое к листогрызам, семейство.

стями движения С-образных личинок в почве, описанными ранее (Гиляров, 1949).

Трехлучевую форму анального отверстия (характерную и для Ch. versicolor) А. И. Ильинский (1951), исходя из приведенной концепции и данных экологического анализа, объясняет у личинок Rhizotrogini как адаптацию к прокладыванию хода в твердой почве.

Приведенные сравнения показывают, насколько далеко идут связанные с типом передвижения конвергентные приспособления личинок жуков, обитающих в почве.

Если о чертах сходства личинок Eumolpinae с Curculionidae-Adelognathi можно с известной натяжкой говорить как о явлении параллелизма, то черты сходства личинок Ch. versicolor с такими далекими формами, как Scarabaeidae, можно трактовать только как яркий пример конвергенции. Этот пример убедительно показывает ведущее влияние среды и условий существования в ней на формирование целого комплекса коррелятивно связанных друг с другом общих и частных приспособлений.

Возникает вопрос о том, как расценивать обитание в почве личинок Eumolpinae — как первичное или как вторичное? Этот вопрос решается довольно легко. Такие признаки, как меньшее число члеников усиков и значительная редукция нижнегубных щупиков, слитность головных склеритов, редукция швов и сильная хитинизация передней части лобной пластинки у личинок Ch. versicolor в сравнении с открытоживущими личинками Chrysomelidae, позволяют рассматривать переход к жизни в почве Eumolpinae как вторичное явление. В пользу такой трактовки свидетельствуют и данные сравнительной экологии. Известно, что, хотя многие Eumolpinae откладывают яйца в почву, некоторые, например, откладывают яйца под кору (Fidia viticida Walsh.), а вышедшие личинки падают на землю, в которую зарываются, переходя к питанию корнями. Некоторые личинки (например, Myochrous denticollis Baly), хотя и обитают в почве, питаясь корнями, делают себе из почвы и экскрементов домики (P. Sorauer, 1932), подобные чехликам питающихся на листьях личинок Criocerinae (Criocerinae и Eumolpinae — довольно близкие подсемейства). Значит, и в образе жизни некоторых Eumoplinae есть особенности, указывающие на происхождение этой группы от листогрызов с личинками, развивающимися на надземных частях растений.

Приведенный краткий обзор особенностей личинки Ch. versicolor F. Mor. показывает тот интерес, который представляет исследование личинок насекомых для изучения закономерности эволюции и для решения некоторых вопросов энтомологической систематики.

Литература

Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. Изд-во АН СССР, М.— Л.

Ильинский А. И., 1951. Обследование заселенности почвы вредными насекомыми при защитном лесоразведении, Гослесбумиздат.

Семенов А. Е. и Оглоблин Д. А., 1941. Два новых вида жуков-листоедов, Докл. ВАСХНИЛ, вып. 1.

Anderson W. H., 1947. A terminology for the anatomical characters useful in the taxonomy of weevil larvae, Proc. Ent. Soc. Washington, vol. 49, No. 2.

Emden van F. I., 1942. Larvae of British beetles. III, Entomol. Monthly Magaz., vol. 78.— 1952. On the taxonomy of Rhynchophora larvae. Proc. Zool. Soc. London, vol. 122, pt. 3.

Leisewitz W., 1906. Über chitinöse Fortbewegungsapparate einiger Insektenlarven, München.

Metcalf C. a. Flint W., 1928. Destructive and useful insects, N.-Y.—L.

Scammell H. B., 1924. Cranberry insect problems and suggestions for solving them, U. S. Depart. Agricult., Farmers' Bull., 860.

Sharp D., 1912. Cambridge Natural History. Insecta.

Sorauer P., 1932. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. V, Berlin.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

МЕТОД ИНДИВИДУАЛЬНОГО УЧЕТА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ РАЗВИТИЯ В ЖЕЛВАКАХ ЛИЧИНОК ПОДКОЖНЫХ ОВОДОВ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

К. Я. ГРУНИН и Т. Н. ДОСЖАНОВ

Зоологический институт АН СССР и Институт зоологии АН Казахской ССР

Знание продолжительности развития личинок строки (Hypoderma bovis De Geer) и пищеводника (H. lineata De Vill.) под кожей спины животных необходимо для получения наилучшего результата при борьбе с личиночной фазой подкожных оводов. Для этого необходимо своевременно проводить обработку скота при условии максимальной экономии времени и средств.

Наши знания, однако, ограничиваются лишь приблизительными сроками начала и конца периода образования свищей в коже спины животных [1] и сроками начала и конца периода выпадения личинок. Недостаточность этих данных для составления календарных планов противооводовых обработок стала очевидной, когда выяснилось, что сроки и продолжительность развития личинок подкожных оводов в значительной степени зависят от возраста и упитанности скота, от видового состава подкожных оводов, а в горных условиях еще и от высоты местности над уровнем моря. Визуальными наблюдениями точно установить влияние упомянутых факторов невозможно. Отсутствие метода для получения этих необходимых данных заставило нас разработать и применить в полевых условиях излагаемый ниже метод индивидуального учета.

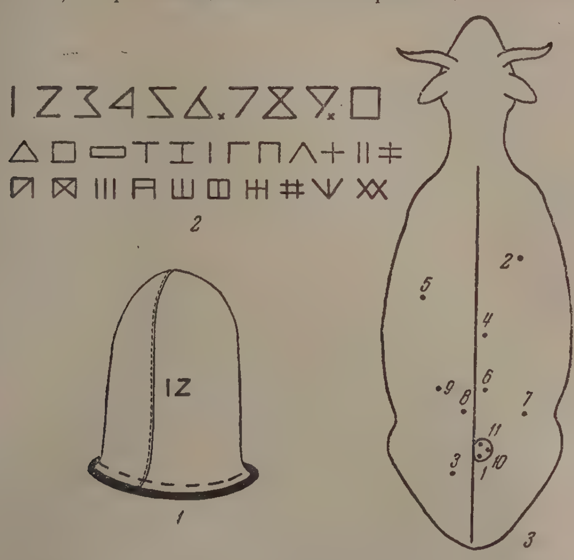
Д. И. Благовещенский и В. Н. Павловский (1935), с целью получения зрелых личинок подкожных оводов для выведения из них мух, предложили незадолго до выпадения личинок наклеивать на желвак матерчатый колпачок, предотвращающий утерю выпавшей личинки.

Наклейка колпачков была нами использована для определения продолжительности развития личинок под кожей спины у рогатого скота со времени образования свища до выпадения их. Для этого, до начала образования свищей, в стаде крупного рогатого скота выбирается группа подопытных животных, в которую должны входить животные трех возрастных групп, а именно: телята в возрасте до 1 года, взрослые животные 5—7 лет и старые животные, от 12 лет и старше. Кроме того, необходимо, чтобы в каждой из упомянутых групп были представлены животные плохой и хорошей упитанности. Такой подбор подопытных животных позволяет в дальнейшем установить различия сроков и продолжительности развития личинок в зависимости от вида подкожного овода и от возраста и упитанности животных.

Спина подопытных животных до полного окончания образования

[1] Обычно этот период называется «подходом» личинок, что не является точным, так как подход личинок под кожу спины, по Н. М. Курчикову (1951), происходит много раньше, чем начинают прощупываться желваки под кожей или образуются заметные свищи.

свищей, а затем до окончания выпадения личинок ежедневно один раз в определенное время — желательно утром — тщательно прощупывается, и на каждый вновь появляющийся свищ наклеивается колпачок (рис. 1) с особой меткой (рис. 2), о чем делается отметка в полевом журнале; расположение колпачков на спине подопытного животного отмечается на особой схеме, где одновременно изображается и соответствующая метка колпачка (рис. 3). При ежедневных осмотрах подопытных животных не



Наклейка колпачков на спину подопытных животных

1 — матерчатый колпачок, пришитый к картонному кружку, *2* — образцы цифр и меток для вышивания на колпачках, *3* — схема расположения колпачков на подопытном животном, сопровождающая соответствующую страницу полевого журнала (кружком обозначен колпачок, покрывающий группу желваков)

только выявляются и заносятся в журнал образовавшиеся за сутки свищи, но обязательно проверяется и сохранность приклеенных ранее колпачков. В случае утери колпачка — что́ легко обнаруживается сверкой со схемой в полевом журнале — вместо утерянного приклеивается новый, на котором вышивается метка прежнего. Позже, когда начинается выпадение созревших личинок, при ежедневных осмотрах подопытных животных выпавшие личинки извлекаются из колпачков и фиксируются, каждая отдельно, в формалине с подробной этикеткой, в которой должен быть отмечен номер подопытного животного, метка соответствующего колпачка и дата выпадения; одновременно о выпадении личинки делается запись в полевом журнале. Нередко личинки по каким-либо причинам погибают в желваке; в этих случаях в полевом журнале делается отметка о гибели личинки в графе «Примечание», а остатки личинки также фиксируются с целью последующего определения вида овода.

Необходимо иметь в виду, что колпачки должны приклеиваться на все без исключения желваки, появляющиеся на спине подопытных животных, так как несоблюдение этого условия обесценивает результаты. Выполнение описанной работы требует большой внимательности и аккуратности, без чего она теряет смысл.

В приведенной форме полевого журнала условные даты и продолжительность развития проставляются позже, при обработке данных. Термин «условная дата» поясняется ниже. В графу «Примечание» вносятся данные, не укладывающиеся в другие графы: например, даты гибели или уте-

ри личинки. Схема расположения колпачков составляется для каждого подопытного животного отдельно; схема изображает подопытное животное сверху, причем прямая линия, делящая схему на правую и левую половины, соответствует линии спинного хребта и сильно облегчает более точное нанесение места расположения колпачка (табл. 1).

Таблица 1

Форма полевого журнала

№ подопытного животного			Кличка		Возраст	Упитанность	
8			Блондинка		6 лет	Хорошая	
Метка колпачка	Дата образования свища		Дата выпадения личинки		Продолжительность развития в сутках	Вид овода	Примечание
	календарная	условная	календарная	условная			
1	23.I		21.III			Строка	
2	27.III		—			Строка	21.V оказалась мертвой
3	12.IV		—			—	11.VI была утеряна

Колпачки (рис. *1*) изготовляются из тонкой материи с таким расчетом, чтобы они имели в диаметре приблизительно 5 см и в высоту 6—7 см. К основному, открытому концу колпачка пришивается картонный кружок, который придает колпачку форму. Картонный кружок смазывается клеем и приклеивается к волосам животного таким образом, чтобы желвак оказался в просвете картонного кружка под колпачком. Нередко, особенно у молодых животных, в связи с большим количеством у них личинок, несколько личинок располагается близко друг к другу. На такую тесную группу желваков нельзя приклеить колпачок обычного размера, и приходится шить специальный колпачок большего диаметра. На боковой поверхности колпачка цветной ниткой вышивается его номер или какая-либо простая метка (рис. *2*). Желательно, чтобы цвет ниток для вышивания номеров или меток был разным на колпачках различных подопытных животных. На крупных колпачках, прикрывающих два или более расположенных рядом желваков, необходимо вышить соответствующее число номеров. В подобных случаях относительное расположение желваков должно быть точно изображено на схеме в полевом журнале, чтобы полностью исключить возможность перепутывания личинок.

Для приклеивания колпачка необходим клей, который крепко и в течение продолжительного времени держал бы колпачок на волосах, окружающих желвак, был бы водоупорным, быстро схватывающим и простым в изготовлении. Этим требованиям удовлетворяет менделеевская замазка, предложенная для приклеивания колпачков Д. И. Благовещенским и В. Н. Павловским. Она состоит из 100 весовых частей канифоли, 25 частей воска и 40 частей прокаленной мумии (Fe_2O_3); канифоль сплавляется с воском, после чего к расплавленной массе при перемешивании добавляется мумия. При употреблении замазка разогревается, нижняя поверхность картонного кружка колпачка смазывается и приклеивается к желваку. Приклеенный колпачок держится до 60 суток. По совету И. Г. Галузо, мы с успехом применяли также клей, состоящий из 2 частей кинопленки (отмытой от эмульсии), растворенных в 10 частях ацетона.

Обработку фактических материалов, получаемых методом индивидуального учета, значительно облегчает применение условных дат. Прила-

гаемая таблица перевода календарных дат в условные составлена с таким расчетом, чтобы она охватывала весь период нахождения личинок подкожных оводов под кожей спины животных; способ составления таблицы настолько прост, что не требует пояснений (табл. 2).

Таблица 2

Декабрь			*Январь*		*Февраль*	*Март*			*Апрель*		*Май*		*Июнь*	
1 / 1	16 / 16	31 / 31	15 / 46	30 / 61	14 / 76	1 / 91	16 / 106	31 / 121	15 / 136	30 / 151	15 / 166	30 / 181	14 / 196	29 / 211
2 / 2	17 / 17	1 / 32	16 / 47	31 / 62	15 / 77	2 / 92	17 / 107	1 / 122	16 / 137	1 / 152	16 / 167	31 / 182	15 / 197	30 / 212
3 / 3	18 / 18	2 / 33	17 / 48	1 / 63	16 / 78	3 / 93	18 / 108	2 / 123	17 / 138	2 / 153	17 / 168	1 / 183	16 / 198	1 / 213
4 / 4	19 / 19	3 / 34	18 / 49	2 / 64	17 / 79	4 / 94	19 / 109	3 / 124	18 / 139	3 / 154	18 / 169	2 / 184	17 / 199	2 / 214
5 / 5	20 / 20	4 / 35	19 / 50	3 / 65	18 / 80	5 / 95	20 / 110	4 / 125	19 / 140	4 / 155	19 / 170	3 / 185	18 / 200	3 / 215
6 / 6	21 / 21	5 / 36	20 / 51	4 / 66	19 / 81	6 / 96	21 / 111	5 / 126	20 / 141	5 / 156	20 / 171	4 / 186	19 / 201	4 / 216
7 / 7	22 / 22	6 / 37	21 / 52	5 / 67	20 / 82	7 / 97	22 / 112	6 / 127	21 / 142	6 / 157	21 / 172	5 / 187	20 / 202	5 / 217
8 / 8	23 / 23	7 / 38	22 / 53	6 / 68	21 / 83	8 / 98	23 / 113	7 / 128	22 / 143	7 / 158	22 / 173	6 / 188	21 / 203	6 / 218
9 / 9	24 / 24	8 / 39	23 / 54	7 / 69	22 / 84	9 / 99	24 / 114	8 / 129	23 / 144	8 / 159	23 / 174	7 / 189	22 / 204	7 / 219
10 / 10	25 / 25	9 / 40	24 / 55	8 / 70	23 / 85	10 / 100	25 / 115	9 / 130	24 / 145	9 / 160	24 / 175	8 / 190	23 / 205	8 / 220
11 / 11	26 / 26	10 / 41	25 / 56	9 / 71	24 / 86	11 / 101	26 / 116	10 / 131	25 / 146	10 / 161	25 / 176	9 / 191	24 / 206	9 / 221
12 / 12	27 / 27	11 / 42	26 / 57	10 / 72	25 / 87	12 / 102	27 / 117	11 / 132	26 / 147	11 / 162	26 / 177	10 / 192	25 / 207	10 / 222
13 / 13	28 / 28	12 / 43	27 / 58	11 / 73	26 / 88	13 / 103	28 / 118	12 / 133	27 / 148	12 / 163	27 / 178	11 / 193	26 / 208	11 / 223
14 / 14	29 / 29	13 / 44	28 / 59	12 / 74	27 / 89	14 / 104	29 / 119	13 / 134	28 / 149	13 / 164	28 / 179	12 / 194	27 / 209	12 / 224
15 / 15	30 / 30	14 / 45	29 / 60	13 / 75	28 / 90	15 / 105	30 / 120	14 / 135	29 / 150	14 / 165	29 / 180	13 / 195	28 / 210	13 / 225

Приведем конкретный пример пользования таблицей[2]. Для личинок строки и пищеводника, бывших под наблюдением, поставим рядом с календарными датами их выпадения и условные даты из табл. 2.

Личинки пищеводника	— 17	марта	— 107
„ „	— 19	„	— 109
„ строки	— 22	„	— 112
„ пищеводника	— 23	„	— 113
„ строки	— 3	апреля	— 124
„ пищеводника	— 7	„	— 128
„ строки	— 21	„	— 142
„ „	— 24	„	— 145
„ „	— 2	мая	— 153

[2] Даты и цифровые данные в этом и во всех последующих примерах произвольные.

Сумма условных дат выпадения личинок пищеводника равна 457, а средняя условная дата их выпадения 457 : 4 = 114, что соответствует календарной дате 24 марта. Таким же путем определяем сумму условных дат выпадения личинок строки (676) и затем среднюю условную дату (135), соответствующую по таблице 14 апреля. Таким образом, выпадение личинок пищеводника в данном случае произошло в среднем на 21 сутки раньше.

При помощи условных дат так же просто устанавливаются объективные различия в сроках образования свищей в зависимости от возраста животных, их упитанности, от погодных условий года, от высоты местности над уровнем моря.

Допустим, что мы хотим определить различия в сроках образования свищей личинками строки в зависимости от упитанности подопытных животных, возраст которых различен.

Согласно табл. 3, на подопытных животных хорошей упитанности прослежено время образования свищей 20 личинок строки, 15 из которых находились на молодых животных и пять — на взрослых. На истощенных животных время образования свищей установлено для 30 личинок, однако из них на молодых животных оказалось всего 10 личинок, а на взрослых — 20, т. е. соотношение числа личинок, взятых на истощенных животных (10 : 20), совсем иное, чем на упитанных (15 : 5). Чтобы исключить влияние возраста при определении влияния упитанности животных на сроки образования свищей, нужно взять средние из средних дат и сравнивать их между собою: (70+85) : 2=78 (16 февраля) и (65+75) : 2=70 (8 февраля).

Таблица 3

Возрастные группы подопытных животных	Хорошая упитанность			Плохая упитанность		
	Образование свищей					
	число личинок	сумма условных дат	средн. условные даты	число личинок	сумма условных дат	средн. условные даты
Молодняк	15	1050	70	10	650	65
Взрослый скот	5	425	85	20	1500	75

В данном случае устанавливаем, что образование свищей личинками строки на истощенных животных произошло на 8 суток раньше, чем на упитанных. Подобным же образом, исключая влияние упитанности, легко сравнить сроки образования свищей в зависимости от возраста животных: (70+65) : 2=67 (5 февраля) и (85+75) : 2=80 (18 февраля).

В данном случае устанавливаем, что образование свищей личинками на коже молодняка произошло на 13 суток раньше, чем у взрослого скота.

Таковы простые приемы, употребление которых необходимо при обработке полевых материалов.

Описанным методом были проведены исследования продолжительности развития личинок оводов под кожей подопытных животных, выбранных в стаде колхоза «Восток» Луговского района, Джамбулской области Казахской ССР в период с декабря 1953 г. по июль 1954 г. Во время работы содержание подопытных животных не отличалось от содержания остального стада, не были также нарушены обычные условия содержания крупного рогатого скота, практикуемые в колхозе.

Для проведения исследований в полном объеме в горных местностях необходима одновременная работа в двух точках, различных по высоте над уровнем моря, и в течение 2 лет. Это диктуется тем, что календар-

ные сроки,— а весьма вероятно, и продолжительность развития личинок оводов под кожей животных — различаются на разных высотах и в разные годы.

Метод индивидуального учета дает возможность точно определять сроки и максимально допустимые интервалы противооводовых обработок скота. Кроме того, материалы, получаемые изложенным методом, дают точные ответы на такие вопросы, как влияние возраста и упитанности скота на сроки и продолжительность развития личинок обоих видов оводов.

Описанный метод позволяет получить сравнимые данные для различных областей страны, что необходимо для повышения эффективности противооводовых обработок.

Литература

Благовещенский Д. И. и Павловский В. Н., 1935. К методике получения личинок, выведения и содержания оводов Hypoderma и Gastrophilus. Вредители животноводства. Работы по переносчикам пироплазмозов и эктопаразитам, Изд-во АН СССР.

Курчиков Н. М., 1951. Пути миграции личинок кожного овода Hypoderma bovis в организме крупного рогатого скота, Сб. науч. тр. Ленингр. ин-та усовершенств. вет. врачей, 7.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

К СЕЗОННОЙ БИОЛОГИИ ОБЫКНОВЕННОГО МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА (ANOPHELES MACULIPENNIS MG.) В УСЛОВИЯХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

О. И. СУХОМЛИНОВА

Ленинградская областная противомалярийная станция

Важной задачей, поставленной перед противомалярийными организациями, является уточнение эпидемиологического значения малярийных комаров в целях рационализации сроков и повышения эффективности противокомариных мероприятий.

Одним из способов решения этой задачи служит определение физиологического возраста самок по подсчету числа проделанных ими гонотрофических циклов, которые позволяет: а) судить о возрастном составе популяции и об эффективности противокомариных мероприятий, б) выделить категорию эпидемиологически опасных самок, установить относительную численность каждого возраста и вычислить коэффициент выживаемости, т. е. отношение последующих возрастных групп к предыдущим.

Физиологический возраст самок определялся по числу расширений на яйцевых трубочках, т. е. по способу В. П. Половодовой — Т. С. Детиновой.

Каждая яйцевая трубочка состоит из зоны размножения и двух фолликулов — старшего, который развивается, и младшего, едва обособленного от зоны размножения. Мембрана, или интима, покрывающая яйцевую трубочку, плотно прилегает к фолликулу и образует в конце его тонкую выводную часть, называемую концевой ножкой, которая до конца первого гонотрофического цикла не изменяется, а с возрастом самки удлиняется.

В момент яйцекладки концевая ножка растягивается, затем она снова сокращается, а выше нее, как след от фолликула, остается расширение, внутри которого до следующей кладки сохраняются остатки питательных веществ и фолликулярного эпителия. Бывший молодой фолликул становится старшим, а на его месте формируется фолликул из зоны размножения. После питания комара кровью начинается новый гонотрофический цикл; по его окончании и откладке яиц на трубочке появляется второе расширение, а первое становится свободным от включений, которые выталкиваются выходящим яйцом. Следовательно, яйцевые трубочки неклавших самок расширений не имеют, а число расширений на яйцевых трубочках клавших самок соответствует числу кладок или числу проделанных самкой гонотрофических циклов, причем включения видны только в свежих верхних расширениях.

Работа по определению физиологического возраста Anopheles maculipennis проводилась летом 1952—1953 гг. в г. Павловске Ленинградской области, в зоне, где борьба с комаром не велась. В работе принимали участие энтомолог А. Н. Мостакова и помощник энтомолога В. С. Солдатенкова. С целью определения принадлежности комаров к тому или иному подвиду нами в 1951 г. просмотрены 1244 кладки яиц; 56% из них оказались принадлежащими к подвиду A. m. messeae, а остальные — к A. m. maculipennis.

Проводился также систематический учет численности и возрастного состава личинок комаров в определенных контрольных водоемах. Водоемы Павловска представлены рекой Славянкой, ручьем Тызова, канавами, прудами и воронками. Общая площадь водоемов, где были найдены личинки Anopheles, составляет 5 га.

Для определения естественного хода численности комаров и для установления возрастного состава производились регулярные учеты в семи коровниках и в пяти помещениях без объекта питания. Все контрольные помещения располагались в непосредственной близости от мест выплода.

Для определения возрастного состава комаров вскрывали в день вылова. Всего за сезон 1952 г., с апреля по сентябрь, было вскрыто 4044 самки и за сезон 1953 г. — 4846 комаров (см. таблицу).

Весенне-летний сезон 1953 г. был теплее, чем в предыдущем году в среднем на 0,8—1,2°; температура воздуха была выше многолетней средней на 0,5°. Условия перезимовки комаров в 1952/53 г. были не вполне благоприятными, так как зима отличалась резкими колебаниями температуры, что отразилось на численности перезимовавших комаров.

Сезонный ход численности за 1952—1953 гг. (рис. 1) типичен для севера. Перед вылетом первой генерации наблюдается снижение численности комаров (но не до нуля). С момента вылета первой генерации количество комаров на дневках с объектом питания непрерывно увеличивалось и, достигнув в конце июля — начале августа наибольшей численности, стало снижаться.

Особенностью сезонного хода численности в 1952 г. являлось то, что весенний пик численности был несколько выше осеннего. В 1953 г., в связи с метеорологическими особенностями этого года, наблюдалась невысокая численность перезимовавших самок и значительное увеличение численности комаров летних генераций.

В Ленинградской области за сезон развиваются два, а в отдельные годы — и три поколения A. maculipennis. В 1952 г. ход численности комаров и личинок первой стадии выражается трехвершинной кривой. При рассмотрении ежедневного движения численности неклавших и одноклавших самок также наблюдается три подъема — 17 июня, 12 июля, 12 августа, что предположительно может соответствовать трем генерациям, тем более, что по теоретическим подсчетам температуры воды водоемов развитие трех генераций возможно.

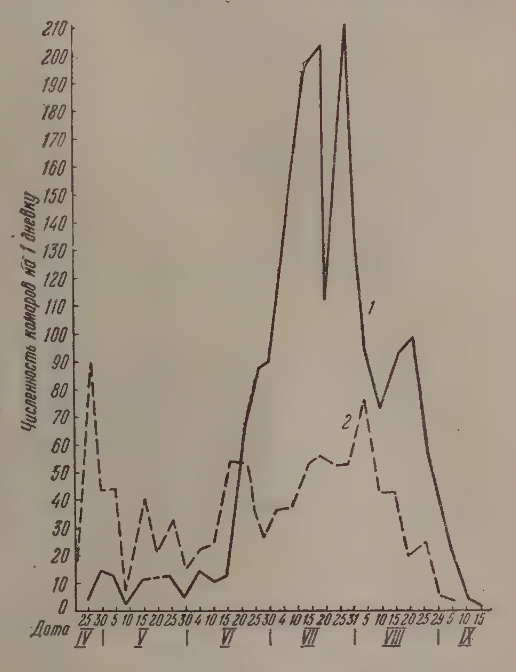


Рис. 1. Сезонный ход численности комаров A. maculipennis по г. Павловску в 1952 и 1953 гг.

1 — средняя численность комаров на одну контрольную дневку в 1953 г., *2* — то же в 1952 г.

Анализ результатов вскрытия показал, что к 16 апреля все перезимовавшие самки были гоноактивными. Характерно, что к этому времени до 15% самок закончило первый гонотрофический цикл и освободилось от яиц, хотя температура воздуха и воды была еще слишком низкой для яйцекладки. Остается предположить, что комары откладывали яйца где-нибудь в помещении, на сухом месте. Естественно, что такие яйцекладки не могли дать личинок.

Последние перезимовавшие гоноактивные, но неклавшие самки были зарегистрированы в 1952 г. 20 мая, в 1953 г.—9 мая, следовательно, к этому времени закончился вылет комаров с зимовок. Несмотря на прохладную погоду (средняя температура воздуха в мае составляла в 1952 г. 7,1°, в 1953 г. 9,4°), питание и размножение комаров шло весьма интенсивно. Первые самки, проделавшие два гонотрофических цикла, были обнаружены в 1952—1953 гг. 3 (5) [1] мая, проделавшие три гоно-

[1] В скобках обозначены данные 1953 г.

трофических цикла — 17 (21) мая, четыре гонотрофических цикла — 22 (25) мая, пять гонотрофических циклов — 6 (2) июня, шесть гонотрофических циклов — 13 (16) июня (см. таблицу). Следовательно, сроки появления физиологических возрастных групп за 2 года мало отличаются друг от друга.

Анализ физиологического состояния самок, основанный на данных вскрытия, дает возможность установить время отмирания перезимовавших комаров (полужирные цифры в таблице). Последние перезимовавшие особи в 1952 г. были обнаружены 24 июня, а в 1953 г. — 16 июня. Таким образом, перезимовавшие комары живут довольно долго и могут проделывать до шести гонотрофических циклов.

Прежде чем закончится отмирание перезимовавшего поколения, начинается вылет нового, что устанавливается по обнаружению молодых неклавших самок: в 1952 г. — 8 июня, в 1953 г. — 4 июня. Затем начинается активная жизнь самок первой генерации; в 1953 г. 27 июля обнаружена самка с девятью расширениями, а 31 июля — две самки с 12 расширениями. В 1952 г. комаров, проделавших столь большое количество гонотрофических циклов, не встречалось, наиболее старой оказалась самка с семью расширениями. Следовательно, перезимовавшие самки и комары первой генерации не отграничиваются друг от друга; в течение некоторого времени, в июне, мы одновременно находили самок этих поколений.

С мая по август наблюдается дефицит неклавших самок, т. е. количество неклавших самок значительно меньше, чем количество самок, проделавших один гонотрофический цикл. В апреле и сентябре дефицит неклавших самок отсутствует, что зависит от массового вылета комаров с зимовок — весной и массового появления диапаузирующих самок — осенью. В летние месяцы среди пойманных в помещениях комаров преобладают самки, находящиеся на втором гонотрофическом цикле. Это подтверждает предположение Т. С. Детиновой о задержке молодых самок в природе. Самый старший возраст самок отмечается в третьей декаде июля и в августе.. Первые диапаузирующие самки обнаружены 15—17 июля в подвале; начало массового их обнаружения относится к 25 июля.

Вследствие естественной смертности комаров каждая возрастная категория представлена меньшим количеством особей, чем предыдущая. Однако выживаемость комаров довольно велика — по крайней мере, до шестого цикла. Численность комаров каждой группы, по сравнению с предыдущей, составляла на третьем гонотрофическом цикле — 48%, на четвертом —74,5%, на пятом —51,7%, на шестом 54,6%, на седьмом — 26%, на восьмом — 12,2%. Количество комаров, проделавших больше шести циклов, ничтожно (см. таблицу).

Для установления возможной эпидемиологической значимости популяции комаров в 1953 г. были произведены расчеты сроков спорогонии малярийного плазмодия (по способу Оганова-Раевского) и продолжительности гонотрофических циклов (по данным М. Ф. Шленовой). При расчетах использовались метеорологические данные и результаты измерения температуры в контрольных коровниках. Установлено, что в условиях оптимальных температур коровников в 1953 г. спорогония могла бы завершиться в период с 15 мая до 26 августа в течение 33 дней. За это время комары могли проделать от четырех до шести гонотрофических циклов. Сезон эффективной заражаемости комаров в условиях температур коровников составлял 51 день, в условиях температур наружного воздуха — 33 дня. Сезон возможной передачи малярии захватывает период массового кровососания; в условиях температур наружного воздуха он начался с 14 июля и продолжался до 25 августа, т. е. длился 42 дня; в условиях температур коровников — с 22 июня по 25 августа — 64 дня.

Результаты вскрытия комаров в сезон 1953 г.

Месяц	Пятидневки	Число вскрытых комаров	Распределение по физиологическому возрасту (в %)										
			негоноактивные	не клавшие яиц гоноактивные	Колич. проделанных гонотрофических циклов								
					1	2	3	4	5	6	7	8	9	12
Апрель	IV	40	—	82,5	17,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	V	50	2,0	62,0	36,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	VI	14	—	42,8	57,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Май	II	42	—	7,1	76,2	16,7	—	—	—	—	—	—	—	—
	III	18	—	—	55,5	44,5	—	—	—	—	—	—	—	—
	V	33	—	—	24,2	48,4	24,2	3,2	—	—	—	—	—	—
	VI	20	—	—	20,0	30,0	50,0	—	—	—	—	—	—	—
Июнь	I	54	—	—	11,1	25,9	31,5	25,9	5,6	—	—	—	—	—
	II	41	—	31,7	12,2	9,8	4,9	12,2	29,2	—	—	—	—	—
	IV	93	—	53,8	32,2	4,3	5,4	1,1	2,1	1,1	—	—	—	—
	V	111	—	26,1	52,2	20,7	1,0	—	—	—	—	—	—	—
	VI	182	—	32,4	45,6	17,7	4,3	—	—	—	—	—	—	—
Июль	I	208	—	41,3	43,4	12,0	2,4	0,9	—	—	—	—	—	—
	II	249	—	38,5	40,1	14,4	3,6	3,2	—	—	—	—	—	—
	III	267	0,4	27,3	45,7	12,7	11,6	1,5	0,8	—	—	—	—	—
	IV	314	1,9	16,0	42,0	18,5	13,0	6,7	1,9	—	—	—	—	—
	V	454	3,3	26,0	40,0	17,4	8,5	3,7	1,1	—	—	—	—	—
	VI	513	2,9	18,9	34,6	20,0	13,6	6,6	2,7	0,2	—	—	0,2	0,3
Август	I	324	4,0	15,2	38,3	14,2	14,3	7,8	3,1	2,8	0,3	—	—	—
	II	373	4,0	8,8	37,6	18,8	15,5	9,6	4,0	1,4	0,3	—	—	—
	III	360	8,0	12,5	34,4	17,0	14,4	6,1	5,3	1,9	—	0,3	—	—
	IV	361	9,4	5,5	25,2	18,3	19,4	11,9	8,0	2,0	0,3	—	—	—
	V	268	9,3	5,9	23,9	20,0	19,0	10,4	9,0	2,2	0,3	—	—	—
	VI	252	35,4	1,1	10,7	11,1	21,4	11,1	6,8	2,0	0,4	—	—	—
Сентябрь	I	176	61,3	1,7	5,7	7,4	10,2	7,4	4,6	0,6	1,1	—	—	—
	II	29	73,0	—	—	3,0	14,0	7,0	3,0	—	—	—	—	—
Всего за сезон		4846	7,7	18,9	34,1	16,2	12,3	6,2	3,4	0,9	0,2	0,02	0,02	0,04

Возможное эпидемиологическое значение отдельных групп комаров различно. Перезимовавшие комары в основном не доживают до эпидемиологически опасного возраста, и только отдельные особи в условиях хлевов могли дожить до конца спорогонии (за время с 15 мая по 16 июня), проделав в этот период пять гонотрофических циклов.

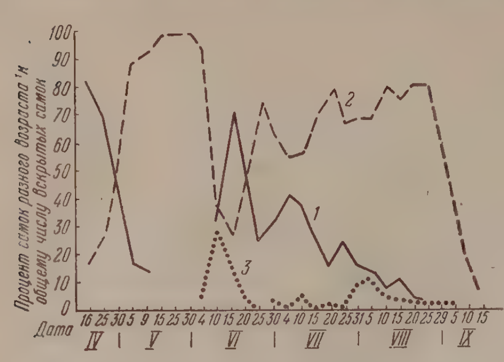


Рис. 2. Возрастной состав самок A. maculipennis в г. Павловске в сезон 1953 г. (в процентах к числу вскрытых самок)

1 — некладшие гоноактивные; 2 — кладшие, но эпидемиологически не опасные; 3 — потенциально опасные самки

Среди первой генерации комаров 26 июня были обнаружены первые потенциально опасные самки, т. е. проделавшие такое количество гонотрофических циклов, которое по продолжительности соответствует длительности развития плазмодия в комаре при данной температуре. В дальнейшем эпидемиологически опасные самки встречались в июле и августе, в наибольшем проценте они отмечены с 28 июля по 10 августа (рис. 2). В абсолютных числах в среднем на одно помещение количество потенциально опасных самок составляло от трех до 11.

К осени наблюдается старение популяции и увеличение относительной численности потенциально опасных самок. Так, в августе самки, находящиеся на пятом гонотрофическом цикле, составляли 9,4%, на шестом — 6%, на седьмом — 2%, на восьмом — 0,3%, на девятом — 0,05%.

Таким образом, можно сказать, что в Ленинградской области при появлении больных малярией паразитоносителей существуют условия для передачи малярии и появления свежих заболеваний местного происхождения.

Выводы

1. В условиях Ленинградской области перезимовавшее поколение Anopheles maculipennis отмирает к середине или во второй половине июня. Основная масса перезимовавших самок не доживает до эпидемиологически опасного возраста, хотя некоторые из них успевают проделать до шести гонотрофических циклов.

2. Основную часть комаров, находящихся в помещениях, составляют самки на втором гонотрофическом цикле. Отмечается высокая выживаемость комаров до шестого цикла.

3. В июле-августе старые самки, дожившие до эпидемиологически опасного возраста, составляют заметный процент. Обнаружены две самки, проделавшие 12 гонотрофических циклов.

Литература

Детинова Т. С., 1949. Физиологические изменения яичников у самок Anopheles maculipennis, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. XVIII, № 5.— 1952. Возрастной состав и эпидемиологическое значение Anopheles maculipennis в условиях нетронутой популяции, там же, т. XXI, № 4.— 1953. Возрастной состав и эпидемиологическое значение популяции Anopheles maculipennis в условиях Московской области, там же, т. XXII, № 6.

Маркович Н. Я., Прокопенко Л. И., Иванова Л. В., 1949. Опыт применения ДДТ в борьбе с малярией в Молдавской ССР, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. XVIII, № 1.

Половодова В. П., 1949. Определение физиологического возраста самок Anopheles, то есть числа проделанных ею гонотрофических циклов, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. XVIII, № 4.

Фенологические предпосылки к рационализации сроков противомалярийных мероприятий. Методические указания, утвержденные заместителем министра здравоохранения СССР 10. VII 1951 г.

Шипицина Н. К., 1950. Фенологические предпосылки к обоснованию сроков противомалярийных мероприятий, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. XIX, № 4.— 1952. Методика осенних фенологических наблюдений над малярийными комарами, там же, т. XXI, № 2.— 1952а. Методические указания к проведению фенологических наблюдений над малярийными комарами, там же, т. XXI, № 6.

Шленова М. Ф., 1938. Скорость переваривания крови самкой Anopheles maculipennis при постоянных эффективных температурах, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. VII, № 5.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

К ЭКОЛОГИИ ФАЗ РАЗВИТИЯ КРОВОСОСУЩИХ НАСЕКОМЫХ РОДА CULICOIDES (DIPTERA, HELEIDAE)

Е. В. МОЛЕВ

Московский зоотехнический институт коневодства

В настоящей работе мы приводим краткий обзор литературы и данные собственных исследований по экологии предимагинальных стадий развития мокрецов.

Развитие яиц мокрецов длится от 10 час. (R. W. Williams, 1951) до нескольких месяцев (A. H. Parker, 1950). Яйца Culicoides grisescens, по данным последнего автора, зимуют. Эти же авторы сообщают, что при температуре 30—35° из яиц C. pulicaris личинки выходят через 12—48 час.; при температуре 38,9—50° вылупления не происходит. В энтомологической пробирке при комнатной температуре из яиц C. obsoletus личинки выходят через 4 дня (Гуцевич, 1941).

Развитие яиц C. tristriatulus, находившихся в воде при 18°, по Вильямсу (R. W. Williams, 1951), происходило быстрее (от 10 час. до 3 дней), чем яиц, находившихся на влажном субстрате (15 дней). По Хилл (M. A. Hill, 1947), продолжительность развития яиц до выхода личинки C. impunctatus равна 2 неделям, а у C. obsoletus — 3 дням.

По данным А. В. Гуцевича (1952, 1953), на территории СССР найдено 24 вида мокрецов (по нашим же исследованиям — 29 видов). Местами выплаживания отдельных видов мокрецов являются следующие биотопы: 1) C. arboreus Gtz — дупла липы; 2) C. circumscriptus Kieff. — дно рек со слабо солоноватой водой и с илистым дном (Дальний Восток; Мончадский, 1952) и ручей, заросший нитчатыми водорослями и ряской (Чувашская АССР); 3) C. nubeculosus Mg. — загрязненный, лишенный растительности водоем, служивший местом водопоя скота (Чувашская АССР); 4) C. obsoletus Mg. — влажная почва, богатая растительными остатками — лесная подстилка; дупла по берегам лесных водоемов (Дальний Восток); 5) C. oxystoma Mg.— дупла деревьев (Дальний Восток; Мончадский, 1952); 6) C. parroti Kieff.— стоячий водоем в горах на высоте 1400 м над ур. м. (Закавказье); 7) C. sugimotonis Shir. — лужи на лесной дороге (Дальний Восток).

Личинок мокрецов находили на суше: во взрыхленной почве (A. Thienemann, 1928), в грязи крабовой норки (A. Lutz, 1913), в распадающихся органических веществах (Гуцевич, 1937), в овечьем навозе на поле и в грибных наростах (F. W. Edwards, 1939); в торфяной почве, в суглинистой почве около водоемов, в гниющих листьях, в дуплах деревьев, в почве у изгороди, у скамеек, в тенистых канавах (M. A. Hill, 1947), в почве, покрытой растительностью, заливаемой во время прилива снеговой водой на 2,1 м (R. W. Williams, 1951), в соке, вытекающем из ран вяза (L. G. Saunders, 1924).

В ряде работ указываются разнообразные водоемы, где встречались личинки мокрецов. Типы этих водоемов следующие: озера, водохранилища, пруды-озера (карстовые, поемные озера речных долин), искусственные пруды (деревенские, мельничные и заводские), рыбные пруды, хаузы, некоторые болота. Личинки встречаются также во временных водоемах — весенних лужах, летних дождевых лужах и дупляных водоемах. Довольно часто находят личинок при сборах в постоянных водотоках — реках, ручьях, ключах или родниках, колодцах и во временных весенних, ливневых и искусственных водотоках.

Субстрат в водной среде, в котором обитают личинки, довольно разнообразен. Личинки живут на песчаных грунтах, песчано-глинистых, песчано-иловатых, песчано-каменистых, глинистых, илистых, иловато-песчаных, иловато-глинистых, в сильно минерализованном иле, в иле со шлаком, на каменистом побережье (Щербаков, 1951), ракушнике (Шевлягин, 1937), на гальке с песком, в полосах мергелей (Неизвестнова-Жадина и Ляхов, 1941). Кроме того, они встречаются в иле с нитчаткой и рдестом (Цееб, 1940) и в сапропеловом иле (богатом остатками планктона и бентоса). Г. А. Стальмакова (1939) нашла остатки голов личинок мокрецов в древних иловых отложениях сапропеля. Личинки найдены также на грунте глины с гиттией (Цееб,

1940). Наиболее распространенный грунт, в котором обитают личинки мокрецов,— заиленная глина.

Своеобразными биотопами личинок являются плоты (Харин, 1939), пни и коряги (Панкратова, 1940), «зеленые подушки» из водорослей (Липина, 1928), заросли рдеста (Дексбах, 1936).

Глубина, на которой личинки встречаются в водоемах и водотоках, достигает 21 м (Лепнева, 1949). Большей же частью они встречаются на глубинах от 0 до 30 см.

Нормальная жизнедеятельность личинок происходит при температуре воды 16—38°. При низкой температуре они впадают в анабиоз (найдены вмерзшими в лед при температуре —1°). По Н. В. Герду (1948), в водоемах с температурой воды, не превышающей 15°, личинки мокрецов не встречаются. При температуре воды 38—50° они гибнут (W. E. Dove и др., 1932). По исследованиям Я. Я. Цееба (1940), личинки встречаются в воде с электропроводностью от $240 \cdot 10^{-6}$ до $1337 \cdot 10^{-6}$. По Т. В. Аристовской (1938), личинки отсутствуют в сильно заросших участках водоема и имеются в «зеркале» зарастающих водоемов.

Немаловажное значение для личинок имеет скорость течения воды. Они встречаются в водоемах со скоростью от 0 до 1,20 м/сек (Жадин, 1948), редко встречаются в непроточных водоемах и могут сноситься течением (Аристовская, 1938, 1945). По С. Г. Лепневой (1927), личинки мокрецов живут среди взмучиваемого прибоем песка.

Количество личинок на поверхности грунта — до 16 700 экз. на 1 м² (Одесса; Селенс, 1947). Особенно много личинок бывает в летнее время. После массового вылета имаго численность личинок падает и осенью, в связи с прекращением выплаживания взрослых мокрецов, опять возрастает. С наступлением холодов увеличивается количество личинок в более глубоких местах водоемов, иначе говоря, они переселяются в участки с повышенной температурой воды.

У А. А. Черновского (1938), Н. В. Пчелкиной (1947), Н. К. Дексбаха (1939) имеются данные о вертикальном распределении личинок в грунте водоемов. Основная масса личинок встречается на глубине от 0 до 6 см; иногда их можно встретить на глубине 22 см.

П. А. Петрищева (1952) и Н. Б. Медведева (1927) находили личинок мокрецов (C. riethi и C. nubeculosus) в осолоненных водоемах.

Умеренное загрязнение водоемов органическими продуктами не оказывает влияния на жизнь личинок. «Заморы» в водоемах на них не распространяются (Аристовская, 1945).

Живучесть личинок очень велика: в кишечнике рыбы они жили более 12 час. (Бенинг, 1924), в вазелиновом масле сердце личинки билось еще на 4-е сутки (Синица, 1937). Личинки, вмерзшие в лед, не погибают (Зернов, 1928).

О влиянии растительности на личинок мокрецов известно мало. Замечено, что они живут в биоценозах со следующими растениями: Aphanocapsa, Alisma, Butomus, Cladophora, Dorilaimetum propappi, Heleocharis, Elodea, Nimphaceae, Potamodriletum polipedilum и Utricularia (Болдырева, 1930; Зернов, 1928; Ласточкин, 1944; Липина, 1928; Лепнева, 1927). Как уже сообщалось, в густых зарослях личинки отсутствуют.

Очень мало известно о взаимоотношениях личинок с животными организмами в биоценозах водоемов и водотоков. По Т. В. Аристовской (1938), в планктоне оз. Долгое вместе с личинками мокрецов было найдено 29 видов организмов. В бентосе встречается свыше 220 представителей животных организмов (Жадин, 1940, и др.), причем чаще встречаются Limnodrilus newaensis Nich., Pisidium amnicum Müll., Procladius, Chironomus thummi, Polipedilum и др.

По Н. Б. Медведевой (1927), личинки мокрецов при абсолютно спокойной воде высовывались наполовину или больше из ила и раскачивались из стороны в сторону, разыскивая пищу. При малейшем движении воды они моментально скрывались в ил. В воде личинка быстро плавает, производя характерные винтообразные движения, при которых ее передний и задний концы описывают окружности.

О питании личинок известно мало. Они питаются органическими отходами заводов (Кирпиченко, 1937), зеленым листом (Гуцевич, 1941), животной и растительной пищей (Жадин, 1940); личинки плотоядны (Пчелкина, 1947), и у них наблюдается каннибализм (Липина, 1928).

Зимовку личинок мокрецов установили Н. В. Болдырева (1930), С. А. Зернов (1928), Н. В. Пчелкина (1947), Т. И. Синица (1937), Т. В. Аристовская (1945), М. Ф. Ярошенко (1937) и А. О. Таусон (1936).

Врагами личинок мокрецов являются личинки насекомых рода Bezzia (Пчелкина, 1937). Из позвоночных животных личинок поедают рыбы — елец, ерш, карась, пескарь, окунь, чебак и щука (Круглова, 1951), лещ и сазан (Панкратова, 1933), стерлядь (Аристовская, 1938; Муратова, 1935), осетр (Романова, 1946) и уклейка (Панкратова, 1948).

Развитие личинок мокрецов C. impunctatus (по M. A. Hill, 1947) в лабораторных условиях длилось 5—7 месяцев, а в полевых условиях 11—12 месяцев, C. obsoletus — соответственно 3—5 и 5—9 месяцев. Таким образом, развитие личинки в общем в лабораторных условиях продолжается 3—7 месяцев, а в полевых условиях от 5 до 13 месяцев.

Куколки мокрецов, по А. С. Мончадскому (1952), обитают там же, где личинки; по Вильямсу (1951), они могут сноситься течением на большое расстояние от место-

нахождения личинок. Длительность куколочной стадии в естественных условиях, по этому автору, равна при температуре воды 16—18° 7,5—9 дням.

В СССР борьба с предимагинальными стадиями (личинками) проводилась Ю. Э. Селенсом (1947) при помощи полихлоридов бензола. Эмульсия из 60 см³ полихлорида, 10 см³ «контакта» Петрова и 230 см³ воды из водоема разливалась садовой лейкой на местах выплаживания личинок мокрецов. Норма полихлоридов на 1 м²— 12 и 30 см³; в обоих случаях все личинки в иле погибали. Для уничтожения личинок мокрецов применяли также карболовую кислоту и креозот (C. L. Metcalf a. W. F. Flint, 1939).

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методика исследований

Яйца мокрецов при сборах в природных условиях встречаются очень редко. Личинки добывались у берегов водоемов и водотоков при помощи тарелки, в которую захватывался ил с водой. Личинки Culicoides обладают фототаксисом и поэтому плавают в воде у более освещенной стороны тарелки, где они хорошо просматриваются. В более глубоких местах сборы личинок производились при помощи сачка-скребка или простейшего дночерпателя. На суше мы вырезали кусок грунта толщиной до 5 см и размешивали содержимое его в тарелке с водой: личинки обнаруживались здесь также у края тарелки. Иногда мы промывали взятую пробу почвы через мелкие сита. Куколок хорошо собирать тарелкой, для чего надо брать воду около растительности у самого уреза воды в водоеме. Если нужно было проследить развитие яиц, личинок или куколок, их помещали в чашки Петри с илом и водой, где они развивались до стадии имаго. Для получения яиц в пробирку помещали напившуюся самку мокреца, которая через несколько дней давала кладку.

Яйцо

В условиях Московской области яйцекладка происходит на влажных субстратах: на почве, на поверхности воды, на растениях и т. д. Кладки имеют форму неправильных кругов, кривых линий, кучек, иногда яйца разбросаны без определенного порядка. В яйцекладках у различных видов мокрецов насчитывается до 345 яиц. Яйца, размером до 0,5 мм, имеют вытянутую форму. Бесцветный сначала хорион яйца позднее принимает темнокоричневую, почти черную окраску. Поверхность его бывает покрыта микроскопическими прозрачными столбикообразными выростами, располагающимися по хориону неправильными продольными рядами. Развитие яйца хорошо идет при температуре от 20 до 25°. При этих условиях оно протекает в течение 2—3 дней. При более низких температурах (8—15°) развитие яйца C. pulicaris и C. nubeculosus длится 19—21 день.

Нами выявлена возможность развития яиц в конском, а также в коровьем навозе, свином и овечьем кале, в огородной почве, в дорожной грязи, в береговой почве у пруда и в иле, предварительно высушенном, при 60°. Больше всего вылуплялось личинок из яиц, лежавших на конском навозе. В курином помете личинки не вылуплялись.

Личинка

При изучении экологии личинок мокрецов было выяснено, что они проходят четыре стадии развития. Каждая стадия отделяется от предыдущей линькой личинок. В естественных условиях личинки первой стадии в массовом количестве появляются через 8—10 дней после появления имаго. Примерно через 5—8 дней у C. pulicaris появляются личинки второй стадии, через 10 дней — личинки третьей стадии и через 4 дня — личинки четвертой стадии. Весной сначала заметны бывают личинки второй, третьей и четвертой стадии. Для C. nubeculosus это приходится на конец апреля — начало мая, для C. pulicaris — на середину мая. В мае же появляются друг за другом личинки первой и второй стадий нового поколения у C. nubeculosus и в начале июня — у C. pulicaris. В июле количество личинок разных стадий и разных видов достигает максимума, а затем идет уменьшение их

численности; в октябре-ноябре остаются главным образом личинки третьей и четвертой стадий.

Личинки большей частью находятся в иле, где они обычно сидят, наполовину высунувшись из него, или же плавают в толще воды. Иногда они ложатся на поверхностную пленку воды. На влажной поверхности они ползают, медленно извиваясь. На сухом субстрате личинки, изгибаясь, делают пружинящие прыжки до 4 см длиной. В трещинах высыхающего ила личинки лежат вниз головой, подняв кверху задний конец тела.

Питаются личинки главным образом организмами, которыми обрастают подводные предметы. Растительность — свежая и в виде перегнивающих частиц — тоже является питательным материалом для личинок. Голодные личинки имеют светлую окраску тела, сытые — более темную.

Голодные личинки первой стадии погибают без питания в водопроводной воде через 1 сутки, личинки третьей стадии живут до 45 дней при температуре от 8 до 20°. Голодающие личинки дают имаго, имеющих меньшие размеры тела.

Предпочтительным грунтом для личинок является береговой ил водоемов и водотоков с мелкими перегнивающими растительными остатками (особенно тех водоемов, которые расположены на пастбищах или около ферм). Но встречаются личинки также в грунте высохших луж на лесных и полевых дорогах, около ферм, под кронами растущих деревьев, в выбоинах от копыт, в загрязненных корытах для поения скота, в прудах, канавах и на бродах рек.

В таблице дается сводка местообитаний мокрецов, встречающихся в Московской и Ивановской областях.

№ п/п	Вид	Местообитание
1	Culicoides arboreus	Увлажненная почва около животноводческих помещений
2	C. chiopterus	Влажные участки прибрежных почв
3	C. circumscriptus	» » » »
4	C. fascipennis	» » » »
5	C. grisescens	» » » »
6	C. impunctatus	» » » »
7	C. nubeculosus	Канавы, броды рек около селений, лужи около колодцев, загрязненные водопойные корыта
8	C. obsoletus	Влажные участки пастбищных прибрежных почв
9	C. odibilis	То же
10	C. pallidicornis	» »
11	C. parroti	» »
12	C. pictipennis	» »
13	C. pulicaris	Увлажненная почва около животноводческих построек, около речек и в мелких водоемах и водотоках (речки, ручьи, канавы, лужи)
14	C. stigma	Влажные участки пастбищных прибрежных и лесных почв и броды речек (часто совместно с C. nubeculosus)

Количество личинок в грунтах различно и зависит от свойства грунта, места его расположения и сезона года. На хорошо увлажненных грунтах (в водоемах и водотоках) количество личинок больше, нежели на слабо увлажненных грунтах (земля под деревьями). Чем ближе водоем к местам сосредоточения домашних животных (пастбища, броды, фермы), тем больше приходится личинок на единицу поверхности грунта; количество их может доходить до 12 700 экз. на 1 м². Наибольшая сезонная плотность от-

мечается в июле и наименьшая — весной (апрель). Личинки чаще всего располагаются на поверхности грунта, а при неблагоприятных условиях — на глубине 2—3 см.

Колебания уровня воды в водоемах благоприятны для личинок. Во время прилива приносится питательный материал и улучшается состав и качество грунта. Личинки мокрецов не встречаются в грунтах водоемов, где скорость течения воды превышает 1,5 м/сек.

В водной среде мокрецы обладают положительным, а на субстрате без воды — отрицательным фототаксисом.

Оптимальная температура для жизни личинок 20—25°, максимальная 35—40° и минимальная — 10,6°. Температура сильно влияет на длительность развития личинок. При температуре ниже 5° личинки не развиваются и становятся малоподвижными. В наших условиях длительность развития C. pulicaris (с зимним периодом) доходила до 7 месяцев. При температуре воздуха и воды 17—24° развитие продолжается у C. pulicaris около 20 дней.

Важную роль для жизнедеятельности личинок имеет влажность среды. На личинок в пересыхающих водоемах (лужах) длительная жаркая погода без осадков действует губительно. В лабораторных условиях при температуре 17—24° и при влажности среды 70—80% личинки жили в высохшем иле с трещинами 20—30 дней. На сухой бумажке при такой же влажности среды и при температуре 20—40° личинки жили всего до 1 ч. 30 м.

Благоприятным для мокрецов является pH воды от 7,5 до 8,0. Личинки их предпочитают такой состав воды, в котором щелочь и хлориды превышают обычную норму.

В застойных, сильно загрязненных (полисапробных) водоемах личинок Culicoides нет. Не найдены они и в торфяных карьерах, где вода имеет большую кислотность, внутри животноводческих помещений, где почва смачивается мочой, в ямах и канавах с навозной жижей, в лужах с чистым песчаным дном. Химический анализ ила водоемов, где обитают личинки мокрецов, показал, что он имеет слабо кислую реакцию.

Найдены зимовки личинок C. nubeculosus, C. stigma, C. arboreus, C. circumscriptus, C. fascipennis, C. pulicaris. Первые два вида зимуют в береговом мерзлом иле реки на бродах, остальные — в травянистой мерзлой почве сырого луга и под деревьями. В этот период личинки впадают в анабиоз.

Естественными врагами личинок мокрецов, по нашим наблюдениям, являлись гольцы, караси, карпы зеркальные, окуни, пескари и плотва. Гибель личинок в наших лабораторных опытах наблюдалась от инсектицидов — ДДТ, детоля (раствор), кремнефтористого натрия, мышьяковистокислого натрия, никотин-сульфата (раствор), парижской зелени, поваренной соли. Быстро гибли личинки C. nubeculosus третьей и четвертой стадий в насыщенном растворе поваренной соли — через 25 мин., в полунасыщенном растворе — через 52 мин. и в 7%-ном растворе — через 1 ч. 24 м.

Куколка

Куколки обнаруживаются в тех же местах, где встречаются и личинки, но после выпадения осадков ареал их распространения расширяется в связи с движением текущих вод и разлившихся водоемов. В таких случаях они встречаются в принесенном мусоре и на траве после спада воды. Судя по лабораторным опытам, куколки для окончательного созревания должны некоторое время пробыть вне воды.

Вышедшая из шкурки личинки беловатая куколка начинает желтеть и через 2 дня принимает коричневую окраску. Молодая куколка слегка передвигается по субстрату и иногда штопорообразно двигается в толще воды. Зрелые куколки держатся пассивно и почти неподвижно у поверхности воды или на почве, выступающей из воды, и на растениях.

Куколки довольно стойки к высыханию. Они остаются живыми на сухой бумажке до 3 суток при температуре от 14 до 24°. На высыхающем же иле они все давали имаго. При температурах от 14 до 24° вылупление из куколок происходит через 3—4 дня; при температуре 8—14° оно затягивается до 18 дней.

Врагами куколок главным образом являются рыбы — караси, карпы зеркальные и плотва.

Меры борьбы с мокрецами

Исследования по экологии фаз развития мокрецов позволяют наметить некоторые профилактические мероприятия.

Для уничтожения яиц и личинок мокрецов следует проводить осушение влажных участков пастбищ, мест содержания животных и территорий селений, в результате чего могут исчезнуть также места выплаживания мокрецов. Можно сильно уменьшить их численность затенением водоемов растительностью, увеличением скорости течения водотоков свыше 1,5 м/сек, разведением рыб, водоплавающей птицы и применением инсектицидов. С куколками борьба может вестись после выпадения больших осадков — путем немедленного после спада воды скашивания травы с приставшими к ней куколками. После этого необходимо сейчас же использовать траву на корм или на силос. Принесенный водами мусор с приставшими к нему куколками должен уничтожаться.

Освоение — расчистка и разреживание леса вокруг населенных пунктов, вызывая быстрое высыхание поверхностных слоев почвы, резко уменьшает численность выплаживающихся там мокрецов.

Усиленной борьбой с имаго мокрецов на пастбищах, в животноводческих помещениях и пр. можно значительно сократить численность всех фаз развития Culicoides.

Литература

Аристовская Т. В., 1938. К биологии поемных водоемов Татарской республики. Тр. Об-ва естествозн. при Казанск. гос. ун-те, т. 95, кн. 8, вып. 3.— 1945. Зимние заморы и донное население р. Волги, там же., т. 57, вып. 1—2.

Бенинг А. Л., 1924. К изучению придонной жизни реки Волги, Саратов.

Болдырева Н. В., 1930. Перезимовка водных организмов во льду, Гидробиол. журн. СССР, т. 9, № 1—2.

Герд Н. В., 1948. Материалы к познанию бентоса озера Яшилькуль, Уч. зап. Карело-Финск. гос. ун-та, т. 3, вып. 8.

Гуцевич А. В., 1937. Материалы по изучению гнуса (кровососущие двукрылые насекомые) на Дальнем Востоке, Тр. Военно-мед. академии, т. 8.— 1940. Материалы по изучению кровососущих двукрылых (гнуса) в Забайкалье, там же, т. 19.— 1941. Материалы по изучению кровососущих двукрылых насекомых (гнуса) южной части Уссурийской обл., там же, т. 25.— 1952. К фауне мокрецов рода Culicoides лесной зоны (Diptera, Heleidae), Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, т. XIV.— 1953. О мокрецах (Diptera, Heleidae) Восточного Закавказья, Энтомол. обозр., XXXIII.

Дексбах Н. К., 1931. Пруды окрестностей Косина, Тр. лимнол. станции в Косине, 12.— 1936. Бентос, заросли и грунты Петровских озер Оршанского торфяника, Московской области, Уч. зап. МГУ, вып. 8, биология.— 1939. Вертикальное распределение макробентоса в толще иловых отложений некоторых подмосковных водоемов (озер, прудов и заводий рек), Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биологии, т. XLVIII, вып. 4.

Жадин В. И., 1940. Фауна рек и водохранилищ, Тр. ЗИН АН СССР, т. 5, вып. 3—4.— 1948. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения, там же, т. 8, вып. 3.

Зверева О. С., 1930. Опыт рекогносцировочного обследования озер по Омскому и Славгородскому округам Сибкрая, Тр. Сибирск. науч. рыбохоз. станции, т. 5, № 2.

Зернов С. А., 1928. О зимовке водных организмов во льду и мерзлой земле, Русск. гидробиол. журн., т. 7.

Кирпиченко М., 1937. Дно и бентичне тваринне населення р. Пивденного Буга в районі м. Вінниці, Тр. гідробіол. станції АН УРСР, № 14.

Круглова В. М., 1951. Питание рыб в водоемах окрестностей Томска, Тр. Томск. гос. ун-та, т. 115.

Ласточкин Д. А., 1944. Кормовые ресурсы Верхней Волги, Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 2.

Лепнева С. Г., 1927. Донная фауна р. Волги и других водоемов ее бассейна по исследованиям Нижегородской биологической экспедиции 1927 года, сб. «Произв. силы. Нижегор. губ.».
Липина Н. Н., 1928. Личинки и куколки Chironomidae, ЦНИРХ, М.
Медведева Н. Б., 1927. Морфология и биология Culicoides nubeculosus M., Саратов.
Молев Е. В., 1951. К экологии мокрецов-куликоидес — переносчиков онхоцеркоза лошадей, Ветеринария, № 4.— 1952. К экологии кровососущих насекомых рода Culicoides (мокрецов), Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4.— 1954. Экология мокрецов Culicoides переносчиков онхоцеркоза лошадей. Проблемы вет. дерматол., арахнол. и энтомол., Гос. ин-т вет. дерматол. и Моск. вет. академия Мин-ва сельск. хоз-ва СССР.
Мончадский А. С., 1952. Летающие кровососущие двукрылые — гнус, Изд-во АН СССР.
Муратова Р. К., 1935. Опыт нагула стерляди в поемных водоемах ТАССР, Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, вып. 2.
Неизвестнова-Жадина Е. С. и Ляхов С. М., 1941. Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов, Тр. ЗИН АН СССР, 7.
Панкратова В. Я., 1940. Распределение донной фауны в Верхневолжском водохранилище в связи с искусственным колебанием уровня, Зоол. журн., т. XIX, вып. 5.
Петрищева П. А., 1952. Краткие предварительные итоги работы в районах строительства Главного Туркменского канала, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, № 2.
Пчелкина Н. В., 1947. Питание личинок двукрылых Diptera (канд. дисс.), М.
Романова Г И., 1946. Питание рыб в нижнем Енисее, Тр. Сибирск. отд., т. 7, вып. 2.
Селенс Ю. Э., 1947. Досвід боротьби з личинками Culicoides, Тр. I паразитол. совещания при АН УССР, Киев.
Синица Т. И., 1937. К биологии некоторых представителей иловых Chironomidae, Уч. зап. МГУ, вып. 1.
Стальмакова Г. А., 1939. Материалы к изучению генезиса иловых отложений, Тр. лабор. генезиса сапропеля, вып. 1.
Таусон А. О., 1936. Гидробиологический очерк озер и рек Гаринского района Свердловской области и их рыбохозяйственная оценка, Уч. зап. Пермск. гос. ун-та, т. 2, вып. 1.
Харин Н. Н., 1939. Гидробиологический очерк осолоненных приазовских лиманов — жестерских и черноерковско-сладковских, Тр. Новочеркасск. зоовет. ин-та, вып. 5.
Цееб Я. Я., 1940. К познанию фауны озер Северного Казахстана в связи с их рыбохозяйственной оценкой. Уч. зап. Орловск. гос. пед. ин-та, Серия естеств. и химии, вып. 1.
Черновский А. А., 1938. Вертикальное распределение животных в толще ила некоторых озер окрестностей Ленинграда, Зоол. журн., т. XVII, вып. 6.
Шевлягін М., 1937. Донне тваринне населення заплавної водойми Прямий Глядин, Тр. гідробіол. станції, № 14, АН УРСР, Київ.
Щербаков А. Н., 1951. Продуктивность микробентоса Глубокого озера. Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 3.
Ярошенко М. Ф., 1937. Нарис зообентосу водосховища Донбасводтресту Карлівка, Тр. гідробіол. станції, № 15, АН УРСР, Київ.
Dove W. E., Hall D. G. a. Hull I. B., 1932. The salt march sand fly problem (Culicoides), Ann. Ent. Soc. Amer., 25.
Edwards F. W., Oldroyd H. a. Smarr J., 1939. Chapters on Ceratopogonidae in British Blood-Suckung Flies, London, Brit. Mus. (Nat. Hist.).
Hill M. A., 1947. The life-cycle and habits of Culicoides impunctatus Goetghebuer and C. obsoletus Mg., together with some observations on the life-cycle of Culicoides odibilis Austen, C. pallidicornis Kieffer, C. cubitalis Edwards and C. chiopterus Mg., Ann. Trop. Med. Parasitol., vol. 41, No. 1.
Lutz A., 1912. Contribuiçao para o estudo das «Ceratopogoninas» Hematofagas do Brasil, Mem. Inst. Osw. Cruz., 4.
Metcalf C. L. a. Flint W. F., 1939. Destructive and useful insect. Their habits and control, 2. ed., New-York.
Parker A. H., 1950. Studies on the eggs of certain biting midges (Culicoides Latreille) occuring in Scotland, 4.
Saunders L. G., 1924. On the life history and the early stages of Forcipomyia (Diptera, Nematocera, Ceratopogoninae), Parasitol., 16.
Thienemann A., 1926. Hydrobiologische Untersuchungen an Quellen, VII. Insecten aus norddeutschen Quellen mit besonderer Berücksichtigung der Dipteren, Dtsch. Ent Zschr., 4. Chironomiden Metamorphosen, 1, Arch. Hydrobiol., Plankt., 10.
Wiliams R. W., 1951. Observations on the bionomics of Culicoides tristriatulus Hofman with notes on C. alascensis Wirth and other species at Valdez. Alasca, Summer (1949) (Diptera, Heleidae), Ann. ent. Soc. Amer., 44, No. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

РАЗВИТИЕ АППАРАТА ЗВУКОПЕРЕДАЧИ У ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ СЕМЕЙСТВА HYNOBIIDAE

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт АН СССР

Одним из наиболее характерных приобретений наземных позвоночных является их среднее ухо, т. е. специальный аппарат, служащий для передачи звуковых колебаний воздуха на внутреннее ухо. Эмбриологические исследования показали, что скелетные части среднего уха — слуховые косточки — низших позвоночных представляют собой результат преобразования подвесочного аппарата (hyomandibulare) рыб. В слуховой косточке — столбике рептилий сохранились еще все характерные морфологические связи подвеска, и это позволяет провести гомологию между ними даже в деталях [см. в особенности работы Фершлуйса (J. Versluys, 1898, 1904)]. Однако у наиболее примитивных современных наземных позвоночных — у хвостатых амфибий — слуховая косточка построена гораздо проще. Хотя в этом случае и можно предполагать вторичное упрощение, связанное с возвратом к жизни в воде, однако это пока еще не доказано. Некоторые авторы настолько подчеркивают особое положение хвостатых амфибий, что предполагают даже их независимое происхождение от рыб (N. Holmgren, 1933, 1949). В отношении аппарата звукопередачи остается, во всяком случае, под вопросом, существовал ли у предков хвостатых амфибий вообще какой-либо механизм для передачи звуковых волн воздуха на внутреннее ухо. Ни эмбриологические, ни сравнительно-анатомические исследования до сих пор не дали ответа на эти вопросы (см. B. F. Kingsbury a. H. D. Reed, 1909, и др.) и не позволили провести достаточно полного сравнения ни с рыбами, ни даже с бесхвостыми амфибиями и рептилиями.

Учитывая, что Hynobiidae являются наиболее примитивными представителями современных Urodela (см. E. R. Dunn, 1922, 1923), я предпринял исследование онтогенетического развития аппарата звукопередачи у Ranodon sibiricus и Hynobius Kayserlingii в надежде вскрыть следы более высокой его организации. Такие факты дали бы возможность провести сравнение по меньшей мере с высшими формами наземных позвоночных и позволили бы ответить на вопрос о существовании у предков хвостатых амфибий системы звукопередачи с воздуха. Предварительные исследования (Шмальгаузен, 1923) оправдывали выбор материала и постановку этих вопросов для нового рассмотрения.

РАЗВИТИЕ СЛУХОВОЙ КАПСУЛЫ И ОВАЛЬНОГО ОКНА

У рыб, и в частности у рыб с костным скелетом, слуховая капсула закладывается первоначально в виде хрящевой пластинки у наружной стенки слухового пузырька. Разрастаясь вперед, на дорсальную сторону и назад, эта закладка образует хрящевую чашу, охватывающую зачаток внутреннего уха сбоку, сверху, спереди и сзади. Между этой хрящевой чашей и парахордалиями черепа развиваются затем хрящевые мостики впереди (comissura basicapsularis anterior) и позади (comissura basicap-

sularis posterior). Между обоими мостиками основание слуховой капсулы остается некоторое время неохрящевевшим, образуя перепончатое окно — fenestra basicapsularis. По мере дальнейшего развития это окно постепенно сокращается и затем совсем зарастает. Так развивается сплошная наружная стенка слуховой капсулы у Polypterus, Amia, Lepidosteus, Salmo и других рыб с костным скелетом.

У амфибий слуховая капсула развивается сходным образом. Характерным отличием для всех наземных позвоночных является, однако, то обстоятельство, что базальное окно слуховой капсулы не закрывается полностью, а постепенно сокращаясь в относительных размерах, сохраняется затем на всю жизнь в виде овального окна (fenestra ovalis), в котором располагается основание слуховой косточки (stapes). У Ranodon слуховая капсула закладывается у наружной стенки слухового пузырька в форме желобообразного хряща, охватывающего сбоку и сверху зачаток горизонтального полукружного канала (личинки, близкие к стадии вылупления, 18—20 мм длиной). Передний конец этого хряща, лежащий против закладки нёбно-квадратного хряща, а также дорсальный край желоба с самого начала несколько утолщены. Хрящевой зачаток слуховой капсулы совершенно независим как от зачатков черепной коробки, так и от зачатка нёбно-квадратного хряща. На более поздних стадиях развития этот зачаток разрастается в дорсальном направлении, а также вперед и назад, образуя чашу, охватывающую снаружи перепончатый лабиринт. Только вентральная и медиальная стенки слуховой капсулы остаются пока еще мезенхиматозными. У молодой личинки (Ranodon, 22 мм длиной) передняя часть хрящевого зачатка разрастается в вентро-медиальном направлении и соединяется с парахордалиями, образуя дно слуховой капсулы позади выхода лицевого нерва под ампулами переднего и наружного полукружных каналов (comissura basicapsularis anterior). В задней части лабиринта дно капсулы развивается также путем образования вентро-медиального выроста от первоначального хрящевого зачатка в направлении парахордалий (comissura basicapsularis posterior). Немного позднее (личинки 23 мм длиной) от переднего края капсулы развивается еще один хрящевой вырост, охватывающий выход лицевого нерва сзади и соединяющийся под ним с comissura basicapsularis anterior, а затем и непосредственно с парахордалиями. Таким образом развивается хрящевое дно слуховой капсулы с перерывом, лежащим под областью sacculus лабиринта. Здесь, между передней и задней хрящевыми комиссурами, остается довольно широкое мезенхиматозное окно — fenestra basicapsularis.

Медиальная стенка хрящевой капсулы образуется путем разрастания хряща от передней и от задней части общего зачатка. В передней части слуховой капсулы остается большое отверстие на месте корешков и ганглия слухового нерва. В средней части медиальная стенка образуется отчасти за счет дорсального разрастания парахордалий. В базальной части этой стенки остается неохрящевевшим отверстие, лежащее как раз против lagena лабиринта. Через это отверстие проходит перилимфатический канал.

Кроме соединений с парахордалиями, слуховая капсула образует также ряд дорсальных соединений. Прежде всего впереди развивается соединение с processus oticus palatoquadrati. Затем образуется соединение с верхними концами затылочных дуг (Ranodon, стадия 24 мм). Примерно в то же время в задней части трабекул развиваются дорсальные выросты (pila antotica), упирающиеся в переднемедиальный край слуховой капсулы. У личинки 25 мм длиной эти выросты срастаются с капсулой. Наконец, между обоими капсулами позади развивается перемычка, образующая здесь хрящевое перекрытие черепа — tectum synoticum (Ranodon, личинки 25—26 мм). В результате всех этих процессов слуховые капсулы прочно входят в состав черепной коробки.

Базальное окно (fenestra basicapsularis) представляет собой, следовательно, среднюю часть дна слуховой капсулы, в которой у всех позвоночных хрящ развивается с известным запозданием. У рыб его размеры быстро сокращаются, и окно полностью зарастает еще у молодой личинки. У наземных позвоночных, как уже упомянуто, и во взрослом состоянии сохраняется остаток базального окна капсулы в виде «овального» окна, в котором помещается основание слуховой косточки (stapes, columella).

Однако, хотя овальное окно и развивается в онтогенезе на основе базального окна, нельзя эти образования считать полностью гомологичными. Наоборот, у нас имеются основания предполагать, что овальное окно возникло в филогенезе не в результате задержки в зарастании эмбрионального базального окна, а совершенно от него независимо и в несколько ином положении.

Эмбрионально большое базальное окно слуховой капсулы и у амфибий (Ranodon) вначале, как и у рыб, очень быстро сокращается не только в относительных, но и в абсолютных размерах. Если у личинки 21 мм длиной оно занимает по продольной оси еще около 0,3 мм, или около половины дна слуховой капсулы, то у личинки 22—23 мм оно имеет в длину 0,1—0,2 мм и занимает лишь 10—20% дна слуховой капсулы (по длине продольной оси). Однако в дальнейшем, у личинок 25—30 мм длиной, вновь возрастают не только абсолютные размеры, достигающие 0,3—0,5 мм в длину, но и относительная величина базального окна, доходящая до 30% длины основания слуховой капсулы. Вторичное увеличение размеров окна связано с некоторым перемещением вперед вдоль оси капсулы и сопровождается установлением связи со слуховой косточкой. Это означает преобразование эмбрионального базального окна в дефинитивное овальное окно. Несколько позднее меняется его положение еще и вследствие разрастания базальных частей капсулы. Fenestra basicapsularis занимает у эмбрионов и молодых личинок почти точно вентральное положение. Fenestra ovalis обращена у более поздних личинок вентролатерально.

Преобразование базального окна в овальное сопровождается неравномерным ростом, и именно — перемещением переднего его края далее вперед. При неравномерном росте различных частей капсулы и внутреннего уха трудно, конечно, установить роль тех или иных процессов в таком относительном перемещении. Однако перемещение переднего края базального окна устанавливается на основании целого ряда критериев. У личинок Ranodon 22—23 мм длиной передний край окна располагается на уровне середины горизонтального полукружного канала, на уровне macula sacculi позади эндолимфатического протока и отхода корешков слухового нерва. У личинки 29 мм длиной этот край окна достигает уровня ампулы горизонтального полукружного канала, уровня переднего края sacculus, уровня пузырька эндолимфатического канала и отхода слухового нерва.

У личинок Ranodon 22—23 мм длиной передний край базального окна лежит позади закладки слуховой косточки (stapes), довольно точно на середине (по длине) дна слуховой капсулы. У личинок 24—25 мм длиной начинается сдвиг: передний край окна касается закладки stapes или проникает еще далее вперед. У личинок 25—30 мм длиной передний край окна лежит уже заметно впереди от середины дна слуховой капсулы. Теперь этой середины достигает задний конец слуховой косточки, проникающий далеко назад почти до середины овального окна. Если первичное базальное окно помещается в начале второй половины слуховой капсулы, то дефинитивное овальное окно располагается у личинки примерно посредине.

Это перемещение есть результат неравномерного разрастания. Оно обусловлено установлением связи со слуховой косточкой, которая, в свою

очередь, растет назад, достигает мембраны окна и разрастается в ней, образуя широкое основание, занимающее вначале переднюю половину (рис. 6), а позднее — почти все овальное окно (рис. 7, 13). У Hynobius развитие слуховой капсулы и овального окна идет сходным образом, однако несколько сокращенно, и stapes сразу закладывается у переднего края окна.

Онтогенетические процессы в области дна слуховой капсулы Ranodon показывают, что овальное окно слуховой капсулы наземных позвоночных есть не простой остаток эмбрионального окна в основании капсулы, а новообразование, связанное в своем развитии со слуховой косточкой.

РАЗВИТИЕ СЛУХОВОЙ КОСТОЧКИ

Слуховая косточка — stapes — закладывается в виде ясно центрированного мезенхимного и позднее прохондрального сгущения у личинок Ranodon, имеющих в длину около 21 мм. Закладка располагается под нижней стенкой слуховой капсулы, позади выхода лицевого нерва, на уровне соединения ампулы горизонтального полукружного канала

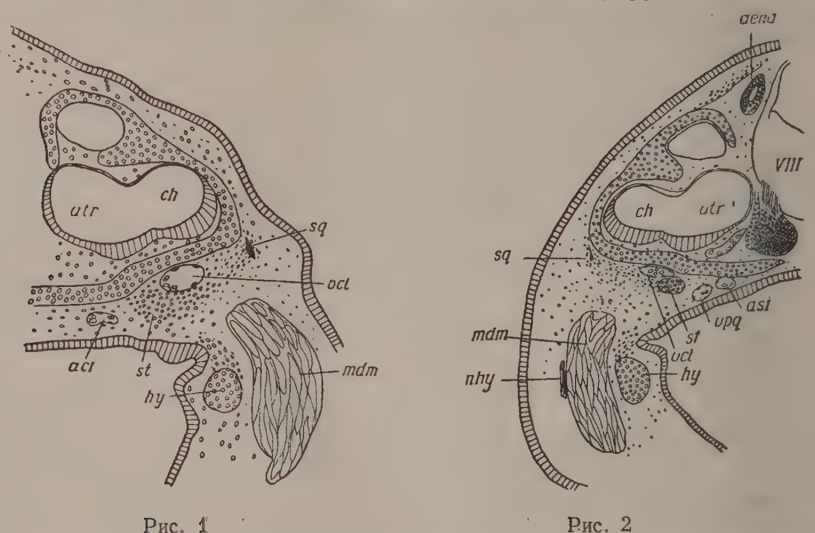


Рис. 1. Ranodon sibiricus, поперечный разрез через слуховую область головы личинки 22 мм длиной

aci — внутренняя сонная артерия, *ch* — начало горизонтального полукружного канала, *hy* — гиоид, *mdm* — musculus depressor mandibulae, *sq* — закладка squamosum, *st* — прохондральная закладка stapes, *utr* — utriculus, *vcl* — боковая вена головы

Рис. 2. Ranodon sibiricus, личинка 23 мм длиной. Такой же разрез, как на рис. 1

dend — пузырек эндолимфатического протока, *nhy* — n. hyoideus VII, *vpq* — vena palatoquadrata; остальные обозначения — см. рис. 1

с utriculus и сейчас же впереди переднего края sacculus. Весьма характерно положение по отношению к основным сосудам головы (рис. 1). Закладка располагается между медиально лежащей внутренней сонной артерией и проходящей дорсо-латерально боковой веной головы (vena capitis lateralis). Закладка stapes лежит под толщей хрящевой стенки капсулы, заметно впереди от переднего края базального окна. Полная независимость этой закладки от стенок слуховой капсулы, и в частности от мембраны окна, устанавливается совершенно ясно. Вместе с тем закладка эта с самого начала связана мостиком (рис. 1) из дорсально направленных веретеновидных мезенхимных клеток с закладкой чешуйчатой кости (squamosum) позади processus oticus palatoquadrati. Этот

мезенхимный мостик перекидывается через боковую вену головы. На стадии охрящевения (личинки Ranodon около 23 мм) независимость закладки stapes от слуховой капсулы видна еще яснее (рис. 2). Мезенхимный мостик несколько разросся и, перекидываясь через вену, направляется не только дорсально к краю squamosum, но и немного вперед, к заднему краю processus oticus palatoquadrati, у места его соединения со стенкой слуховой капсулы. Мезенхимная и прохондральная закладки stapes имеют шарообразную форму. На стадиях охрящевения закладка удлиняется и приобретает форму эллипсоида, налегающего своим латеральным концом на край боковой вены головы (рис. 2). На более поздних стадиях (личинки 24—25 мм длиной) происходит дальнейшее развитие

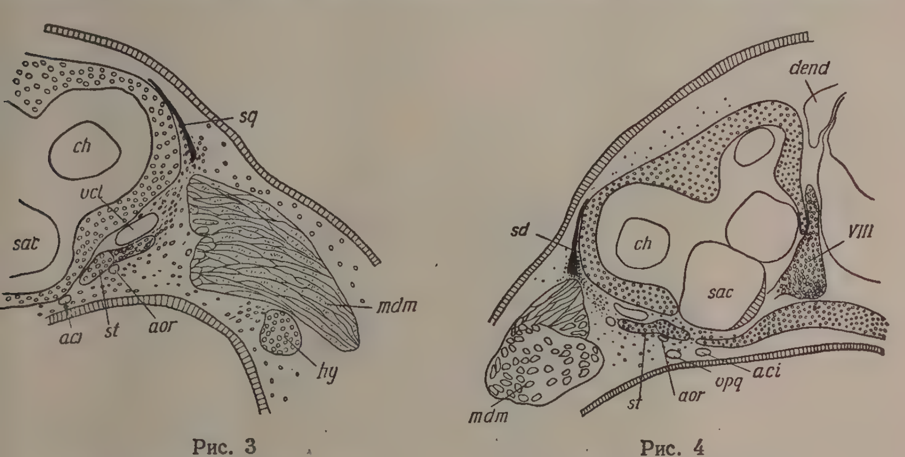


Рис. 3 Рис. 4

Рис. 3. Ranodon sibiricus, личинка 25 мм длиной. Такой же разрез,как на рис. 1

aor — arteria orbitalis, *sac* — sacculus; остальные обозначения — см. рис. 1

Рис. 4. Ranodon sibiricus, личинка 29 мм длиной. Такой же разрез, как на рис. 1

aor — arteria orbitalis, *sac* — sacculus, *vpq* — vena palatoquadrata; остальные обозначения — см. рис. 1 и 2

закладки. В мезенхимном мостике у латеральной части закладки stapes происходит также процесс охрящевения, ведущий к образованию выступа, который частично покрывает боковую вену. Этот выступ растет в краниолатеральном направлении и представляет зачаток стержня (stilus) слуховой косточки (рис. 3). На стадии мезенхимного мостика в области этого зачатка, т. е. латерально от хрящевой закладки stapes, проходит (рис. 3, 4) закладывающаяся в это время (личинки 24—25 мм) arteria orbitalis (a. stapedia). При охрящевении выступа она оказывается либо вентро-латерально от закладки (рис. 4), огибая ее впереди на своем пути к наружному краю боковой вены головы, либо иногда включается внутрь закладки и проходит через канал на ее дорсальную сторону, где ложится рядом с веной. Закладка стержня слуховой косточки обнаруживает некоторые признаки самостоятельности. Она образуется несколько позже основной части в мезенхимном мостике, покрывающем боковую вену, и хотя охрящевение наступает здесь в связи с хрящом первичной закладки stapes, все же намечается и некоторая обособленность этой части (рис. 3, 4). Именно в этой закладке стрежня развивается нередко канал (рис. 5) для прохождения орбитальной артерии (a. stapedia).

На этих же стадиях развития (личинки 24—25 мм) медиальная часть закладки stapes растет прямо назад к краю базального окна капсулы. Вместе с тем, как было уже описано, и передний край окна разрастается вперед в область закладки stapes. В результате задний конец слуховой косточки проникает спереди в мембрану этого окна (рис. 4) и разрастается

в ней главным образом назад, быстро достигая середины окна (рис. 6). Теперь закладка слуховой косточки состоит из двух частей — из передней стержнеобразной части (stilus), которая отделена от стенки слуховой капсулы вклинивающейся между ними боковой веной головы и направлена латерально вперед, и задней, несколько более широкой части, которая разрастается в передней половине овального окна в виде пластинки (pars basalis stapedis). Несколько позднее переднемедиальный край этой основной пластинки срастается с краем овального окна, т. е. со стенкой слуховой капсулы (рис. 5).

Описанные процессы означают собственно только формирование закладки слуховой косточки и протекают относительно быстро. Дальнейшие изменения происходят уже медленнее и сводятся в основном к общему росту частей. У личинки Ranodon 35 мм длиной мезенхимный тяж,

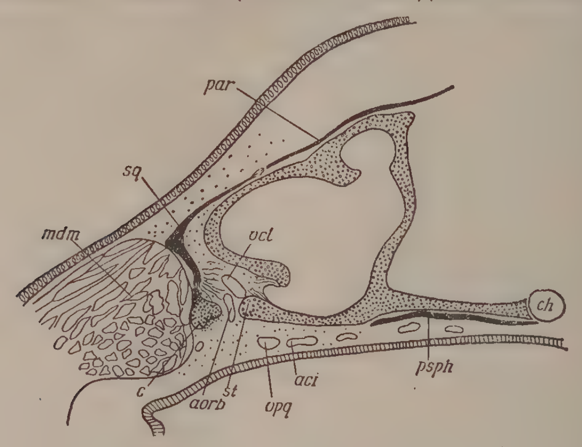


Рис. 5. Ranodon sibiricus, личинка 57 мм длиной. Такой же разрез, как на рис. 1

aorb — arteria orbitalis, *c* — головка столбика stapes, *ch* — хорда, *par* — теменная кость, *psph* — парасфеноид, *vpq* — vena palatoquadrata; остальные обозначения — см. рис. 1

идущий от stapes, имеет вид широкой массы, отходящей от всей его поверхности (а не только от конца стрежня) и веерообразно расходящейся к заднему краю squamosum. Вентрально он, постепенно суживаясь, простирается до места перехода гиомандибулярного нерва на латеральную поверхность нёбно-квадратного хряща. Однако немного позднее, он может быть прослежен и дальше в виде узкой полоски мезенхимы, тянущейся вдоль заднего края чешуйчатой кости (рис. 6). Подобный же веерообразный мезенхимный тяж развивается еще много раньше и от гиоида в направлении нёбно-квадратного хряща. В нем развивается гиоквадратная связка. В проксимальной части этой закладки остается значительная масса мезенхимы, представляющая закладку будущего гиоидного отростка. Дорсально эта масса мезенхимы без перерыва переходит в описанную полоску, идущую вдоль края чешуйчатой кости до зачатка слуховой косточки (рис. 6).

На более поздних стадиях развития мезенхимный тяж, идущий от слуховой косточки, сильно сгущается и образует на конце столбика утолщенную головку, лежащую у заднего края squamosum. Далее он поворачивает в вентральном направлении и тянется вдоль нёбно-квадратного хряща по поверхности заднего края чешуйчатой кости. Он состоит из плотной массы веретеновидных клеток. Этот тяж проходит впереди от выхода гиомандибулярного нерва на поверхность нёбно-квадратного хряща и продолжается до места прикрепления гиоквадратной связки,

У личинки 50 мм длиной хрящевая слуховая косточка соединяется, таким образом, с остальной частью гиоидной дуги непрерывным тяжом уплотненной мезенхимы, получающей теперь все более оформленный вид связки, идущей от stapes вперед к palatoquadratum, затем вдоль заднего его края в вентро-латеральном направлении и, наконец, от заднего края palatoquadratum назад к гиоиду. Этот задний участок представляет вполне оформленную мощную гиоквадратную связку (ligamentum hyoquadratum).

На этой стадии развития устанавливается, следовательно, хотя и с большим запозданием, полная непрерывность гиоидной дуги. Дальней-

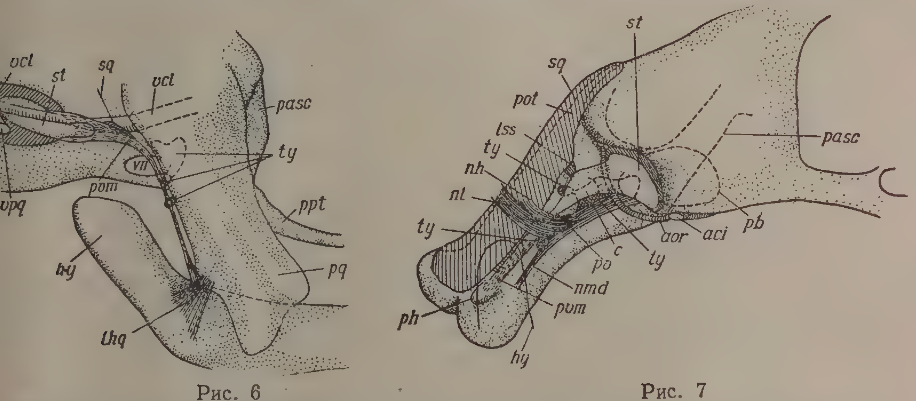


Рис. 6 Рис. 7

Рис. 6. Ranodon sibiricus, личинка 35 мм длиной. Реконструкция нёбно-квадратного хряща и частей гиоидной дуги по сагиттальным срезам. Вид сбоку. Мембрана овального окна заштрихована. Контуры гиоида, боковой вены и рудиментов барабанной полости, лежащие под нёбно-квадратным хрящом, обозначены пунктиром

hy — гиоид, *lhq* — гиоквадратная связка, *pasc* — processus ascendens palatoquadrati, *ppt* — pr. pterygoideus pq., *pq* — palatoquadratum, *pvm* — мезенхиматозная закладка вентрального стержня, *sq* — контур верхней части заднего края чешуйчатой кости, *st* — stapes, *ty* — рудименты барабанной полости, *vcl* — боковая вена головы, *vpq* — небно-квадратная вена

Рис. 7. Ranodon sibiricus, личинка 57 мм длиной. Реконструкция нёбно-квадратного хряща и слуховой косточки по поперечным срезам. Вид сзади. Лежащие впереди от слуховой капсулы отростки нёбно-квадратного хряща, а также наружный край последнего, лежащий под squamosum, обозначены пунктиром. Пунктиром обозначены и контуры рудиментов барабанной полости, лежащие впереди от слуховой косточки и лицевого нерва

aci — внутренняя сонная артерия, *aor* — орбитальная артерия (a. stapedia проходит через канал, границы которого отмечены пунктиром), *c* — головка столбика, *hy* — контур гиоида, *lss* — lig. squamoso-stapediale, *nh* — n. hyoideus VII, *pasc* — processus ascendens palatoquadrati (контур), *pb* — processus basalis (контур), *ph* — гиоидный отросток, *pot* — processus oticus palatoquadrati (покрыт чешуйчатой костью), *pv* — вентральный хрящевой стержень, *pvm* — мезенхимная закладка нижней части стержня, *sq* — squamosum (заштрихован), *st* — stapes, *ty* — рудименты барабанной полости, *nmd* — внутренний нижнечелюстной нерв, *nl* — наружный челюстной нерв

шие процессы подтверждают правильность этой интерпретации. У немного более крупной личинки Ranodon, 57 мм длиной, в указанном тяже уплотненной мезенхимы произошло дальнейшее охрящевение (рис. 7).

Дистальный конец столбика (stilus stapedis), подходящий к заднему краю чешуйчатой кости, превратился в большую хрящевую головку (рис. 5, 7). Слуховая косточка состоит теперь из широкого и плоского основания, лежащего в мембране овального окна и спаянного своим антеромедиальным краем со стенкой слуховой капсулы, и сидящего на нем стержня, имеющего в общем гантелеобразную форму, т. е. суженного в своей средней части. У основания этот стержень бывает иногда продырявлен для прохождения arteria stapedia (рис. 5, 7), а дистальный конец вздут и лежит как раз под свободным завернутым краем squamosum в углу между слуховой капсулой и processus oticus palatoquadrati. Здесь дистальная головка столбика подвешена к краю squamosum посредством связки (рис. 5, 7). От этой головки процесс охрящевения продолжается,

однако, дальше и приводит к образованию хрящевого стержня на месте мезенхимного тяжа, идущего параллельно вдоль задней стенки нёбно-квадратного хряща (рис. 7). Хрящевой стержень растет вниз впереди от гиомандибулярного нерва и позади нёбно-квадратного хряща вплоть до места прикрепления гиоквадратной связки, где в это же время начинает развиваться гиоидный выступ (processus hyoideus palatoquadrati). Первоначально (стадия 57 мм) вентральный хрящевой стержень, постепенно сужаясь, кончается свободно, переходя затем в связку (рис. 7). Позднее он развивается далее и прирастает своим дистальным концом к гиоидному отростку. Таким образом, получается картина, изображенная на реконструкции у Hynobius (рис. 13). Позади quadratum, ему параллельно, располагается вентральный хрящевой стержень как продолжение столбика слуховой косточки. Латеральная головка столбика (stilus columellae) является местом изгиба, где «косточка» подвешена связкой к краю squamosum. Столбик слуховой косточки направлен латерально и вперед к месту прикрепления processus oticus palatoquadrati. Описанный же вентральный стержень идет латерально и вниз от места изгиба до развивающегося гиоидного отростка (рис. 7). Последний образуется в результате охрящевения мезенхимной массы, лежащей у основания гиоквадратной связки. Хотя хрящ гиоидного отростка и развивается в неразрывной связи с нёбно-квадратным хрящом, он имеет самостоятельное значение, так как развивается много позднее и из другого источника — из мезенхимного сгущения, лежащего между нёбно-квадратным хрящом и гиоидом, т. е. между частями двух различных висцеральных дуг. За счет этого сгущения формируется сначала гиоквадратная связка, а затем, много позднее, из неиспользованной при этом базальной части того же сгущения образуется гиоидный отросток, на котором располагается проксимальная часть гиоквадратной связки. Самостоятельное значение гиоидного отростка доказывается также отношением этого охрящевения к первичной челюстной артерии.

Остаток челюстной артериальной дуги — arteria quadrato-mandibularis пересекает задний конец нёбно-квадратного хряща на своем пути к нижней челюсти непосредственно над местом прикрепления гиоквадратной связки. У молодых личинок она проходит сквозь переднюю часть гиоквадратного мезенхимного сгущения, т. е. сквозь закладку гиоидного отростка, и отдает здесь ветвь к рускониеву крючку (рудименту балансера, имеющемуся, следовательно, у Ranodon). Ко времени охрящевения гиоидного отростка первичная челюстная артерия обычно уже редуцируется и прерывается. Если же она сохраняется дольше, то проходит сквозь хрящ в канале, лежащем между гиоидным отростком и вентральным стержнем, с одной стороны, и собственно нёбно-квадратным хрящом, с другой (в дальнейшем arteria quadrato-mandibularis у Hynobiidae всегда дегенерирует и замещается arteria mandibulo-jugularis, см. Шмальгаузен, 1953). Такое прохождение артерии, которая является производным первичной челюстной артериальной дуги, можно объяснить, если принять, что в данном случае произошло срастание частей челюстной и гиоидной дуг скелета. Челюстная артерия, оказавшаяся зажатой между этими частями, проходит, в результате происшедшего затем слияния, через канал внутри хряща (рис. 12, *А*).

У больших личинок, близких уже к метаморфозу, слуховая «косточка» приобретает следующий вид (Ranodon, 73 мм длиной). Базальная пластинка stapes заполняет почти все окно. Впереди она сращена с краем капсулы. Столбик слуховой косточки направляется вперед и чуть вентрально к заднему краю чешуйчатой кости, который здесь завертывается вниз и перекрывает свободный угол между слуховой капсулой и ушным отростком нёбно-квадратного хряща. На уровне нижнего края базального отростка того же хряща столбик (stilus stapedis) своей го-

ловкой касается поверхности squamosum и затем, несколько утончаясь, направляется вентро-латерально, ложась в виде хрящевого стержня вдоль заднего края squamosum и нёбно-квадратного хряща. Немного более вентрально этот стержень пересекает ствол гиомандибулярного нерва, выходящий здесь на поверхность (рис. 8, 10). Его часть, снабжающая сейсмосенсорные органы (n. mandibularis externus s. lateralis VII), вплотную прилежит к вентральному стержню столбика и огибает его, проходя изнутри и сзади наружу и вперед. Внутренняя челюстная ветвь (n. mandibularis internus s. chorda tympani VII) остается в медиальном положении по отношению к стрежню и гиоидному отростку (рис. 8, 10) и направляется вдоль задней стенки нёбно-квадратного хряща к внутренней стенке нижней челюсти. Гиоидная ветвь (n. hyoideus s. jugularis) идет прямо наружу, частью проходит сквозь musculus depressor mandibulae и направляется затем вниз к вентральной гиоидной мускулатуре.

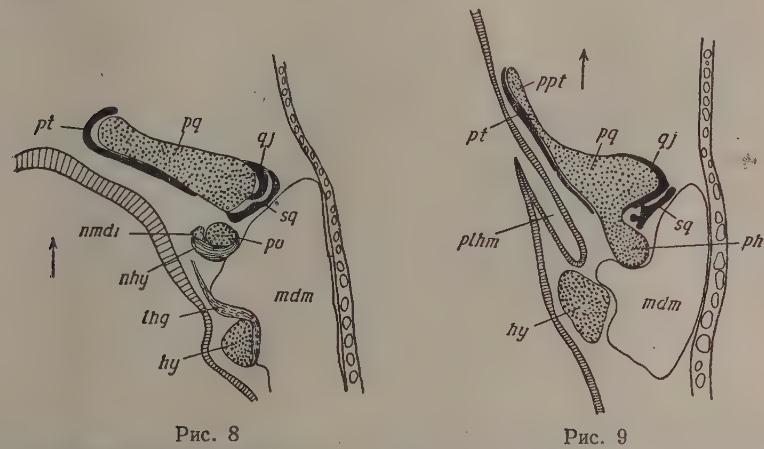


Рис. 8 Рис. 9

Рис. 8. Ranodon sibiricus, личинка 73 мм длиной. Фронтальный разрез через нёбно-квадратный хрящ и элементы гиоидной дуги на уровне выхода гиомандибулярного нерва на поверхность squamosum

hy — гиоид, *lhq* — гиоквадратная связка, *mdm* — m. depressor mandibulae, *nhy* — гиоидный нерв, *nmdi* — внутренний челюстной нерв, *pq* — нёбно-квадратный хрящ, *pt* — pterygoideum, *pv* — processus ventralis columellae, *qj* — quadratojugale, *sq* — squamosum

Рис. 9. Разрез из той же серии, что и рис. 8, на уровне гиоидного отростка

ph — processus hyoideus, *plhm* — plica hyomandibularis, *ppt* — processus pterygoideus palatoquadrati; остальные обозначения — см. рис. 8

Ниже места перекреста наружной ветви гиомандибулярного нерва (n. lateralis VII) чешуйчатая кость несколько отодвигается от заднего края нёбно-квадратного хряща, и вентральный стержень столбика касается этого хряща, который узким гребнем выступает здесь назад между squamosum, покрывающим его наружную поверхность, и pterygoideum, лежащим на его внутренней стороне. Здесь происходит продольное срастание обоих хрящей. У больших личинок до метаморфоза вентральный стержень столбика все же ясно различим на всем своем протяжении, так как на месте срастания он еще отделен от хрящевого гребня palatoquadrati резким перехватом и, кроме того, отличается от последнего гораздо более молодой хрящевой тканью. Немного ниже места слияния вентрального стержня с нёбно-квадратным хрящом тот же задний край последнего дает значительный вырост, направленный назад и латерально (рис. 9). Этот вырост представляет собой гиоидный отросток, который, как мы видели, обнаруживает в своей закладке некоторую самостоятельность. Теперь он полностью слился с нёбно-квадратным хрящом в одно целое, но сильно вытянулся в длину (назад). На этом хряще,

и именно на дорсо-латеральной его поверхности, прикрепляется мощная гиоквадратная связка (рис. 10).

После метаморфоза (Ranodon 80 мм длиной) дорсальная часть вентрального стержня, т. е. головка столбика, остается в виде массивного хрящевого образования («processus columellaris» quadrati), лежащего позади завернутого заднего края чешуйчатой кости. Вентрально под местом перегиба гиомандибулярного нерва этот хрящ связывается с задним гребнем нёбно-квадратного хряща. Вся вентральная часть стержня вместе с гиоидным отростком образует одно целое с нёбно-квадратным хрящом. Гиомандибулярный нерв лежит теперь в большой выемке, ограниченной дорсально массивной хрящевой головкой столбика и вентрально — сильно выступающим гиоидным отростком (рис. 10).

Этим, собственно, и кончается развитие слуховой косточки и связанных с нею частей у личинок Ranodon, начиная со времени их вылупления и до конца метаморфоза.

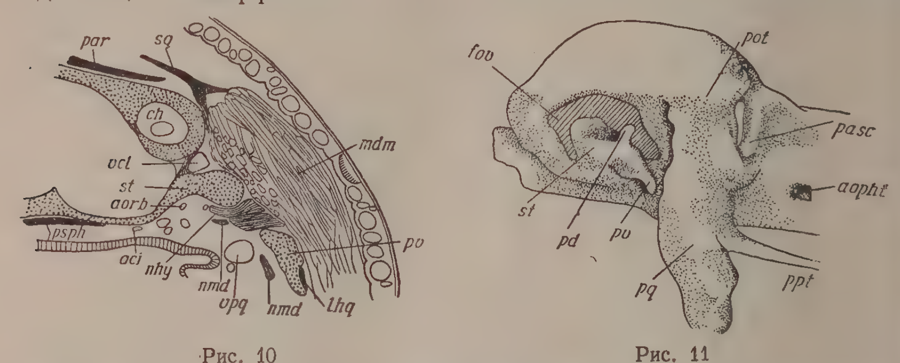


Рис. 10 Рис. 11

Рис. 10. Ranodon sibiricus, личинка 80 мм длиной. Поперечный разрез на уровне слуховой косточки (stapes)

aci — внутренняя сонная артерия, *aorb* — орбитальная артерия, *ch* — горизонтальный полукружный канал, *lhq* — гиоквадратная связка, *mdm* — m. depressor mandibulae, *nhy* — гиоидный нерв, *nmd* — внутренний челюстной нерв, *par* — теменная кость, *psph* — парасфеноид, *pv* — processus ventralis columellae, *sq* — чешуйчатая кость, *st* — stapes с дистальной головкой, *vcl* — боковая вена головы, *vpq* — нёбно-квадратная вена

Рис. 11. Hynobius Kayserlingii, личинка 25 мм длиной. Пластическая реконструкция слуховой области черепа. Вид сбоку и немного спереди

aopht — отверстие для глазничной артерии, *fov* — овальное окно (заштриховано), *pasc* — processus ascendens palatoquadrati, *pd* — дорсальный отросток слуховой косточки, охватывающий боковую вену, *pot* — ушной отросток нёбно-квадратного хряща, *pq* — нёбно-квадратный хрящ, *ppt* — крыловидный отросток нёбно-квадратного хряща, *pv* — processus ventralis columellae, *st* — stapes

Мы должны отметить как факт большого филогенетического значения, что у вполне развитых личинок (50 мм и более) имеется непрерывная гиоидная дуга, состоящая притом почти сплошь из хрящевых элементов. Хрящевая слуховая косточка с латеральным утолщением без всякого перерыва продолжается в довольно мощный вентральный хрящевой стержень, идущий вдоль заднего края нёбно-квадратного хряща до гиоидного отростка. Этот последний соединяется плотной связкой с вентральной частью гиоидной дуги, т. е. с гиоидом.

Непрерывность гиоидной дуги установлена и у некоторых рептилий (у гаттерии, а эмбрионально — у ящериц, крокодилов и птиц), однако только у Hynobiidae верхняя часть гиоидной дуги сохранила типичное положение и все характерные связи подвеска (hyomandibulare) рыб, не говоря уже о том, что только у хвостатых амфибий и собственно гиоид сохранил еще свое первоначальное строение. Именно в этом хвостатые амфибии семейства Hynobiidae обнаруживают наиболее примитивные соотношения, бывшие, очевидно, исходными для всех наземных позвоночных.

Наше описание развития слуховой косточки основано на изучении личинок Ranodon. Весьма сходно протекает развитие и у Hynobius. Различия сводятся в основном к ускоренному развитию Hynobius на ранних личиночных стадиях.

У Hynobius stapes закладывается в мезенхимном сгущении, идущем от передней части базального окна слуховой капсулы к заднему краю squamosum в области ушного отростка нёбно-квадратного хряща. У молодых личинок это сгущение выражено, пожалуй, даже яснее, чем у Ranodon (это явление скорее кажущееся, так как обусловлено значительно меньшими размерами личинки при одинаковой величине клеток). Хрящевая закладка образуется в этом сгущении как центр охрящевения, лежащий между внутренней сонной артерией и боковой веной головы под стенкой слуховой капсулы у переднего края базального окна. Положение закладки по отношению к капсуле и другим частям уха (как раз под ампулой горизонтального полукружного канала) совершенно такое же, как у Ranodon. Однако базальное окно у Hynobius проникает на этих стадиях несколько далее вперед и доходит своим передним краем до места закладки слуховой косточки. На стадиях своего формирования stapes ложится основанием в передней части окна и оказывается очень рано спаянным с передне-внутренним его краем. Орбитальная артерия, повидимому, постоянно проходит под стержнем stapes и огибает его впереди.

В отличие от Ranodon, мезенхимное сгущение, связывающее закладку stapes с краем squamosum, ясно дифференцируется на две части — небольшую дорсальную, охватывающую боковую вену головы и идущую к краю слуховой капсулы, и более значительную латеральную, идущую к заднему краю чешуйчатой кости. Соответственно этим мезенхимным зачаткам развиваются и охрящевения в виде отростков слуховой косточки. Небольшой дорсальный отросток вплотную охватывает боковую вену (рис. 11) и на более поздних стадиях развития замыкается над нею, образуя сплошное хрящевое кольцо (рис. 12, *F*) в дорсальной части основания слуховой косточки. Латеральный отросток — стержень столбика (stilus columellae) значительно крупнее (рис. 11) и растет вперед по направлению к заднему краю squamosum. Мезенхимное сгущение, в котором он развивается, связывает конец столбика с задним краем squamosum и направляется далее вдоль этого края и, следовательно, вдоль задней стенки нёбно-квадратного хряща в латеро-вентральном направлении. Оно ясно видно в форме плотного тяжа веретеновидных клеток уже у личинок 20 мм длиной. Дальнейшее развитие протекает, как у Ranodon. На рис. 12 приведен ряд срезов из серии поперечных разрезов через личинку Hynobius 26 мм длиной. На первом, наиболее краниальном, срезе видно прохождение первичной челюстной артерии в канале у основания гиоидного отростка. На втором срезе разрез пришелся по нижней части вентрального хрящевого стержня и по середине гиоидного отростка. На третьем и четвертом срезах виден хрящевой стрежень на уровне выхода гиомандибулярного нерва на поверхность. Пятый, наиболее каудальный, срез дает разрез через основную часть слуховой косточки и показывает ее отношение к боковой вене головы. Шестой срез относится к более поздней личинке 34 мм длиной и показывает включение боковой вены в хрящевое кольцо в основании слуховой косточки.

На рис. 13 приведено изображение пластической реконструкции черепа личинки Hynobius 27 мм длиной. Вентральный хрящевой стержень вполне развит и прирос своим концом к гиоидному отростку, а следовательно, и к нёбно-квадратному хрящу. Его положение живо напоминает положение подвеска рыб. Сходство увеличивается еще наличием (в качестве индивидуальной вариации) отверстия, через которое наружу выходит гиомандибулярный нерв. Обычно этот нерв, как описано, огибает вентральный стержень столбика сзади.

У взрослого Hynobius слуховая косточка имеет вид очень короткого и массивного образования. У молодого экземпляра 65 мм длиной в осно-

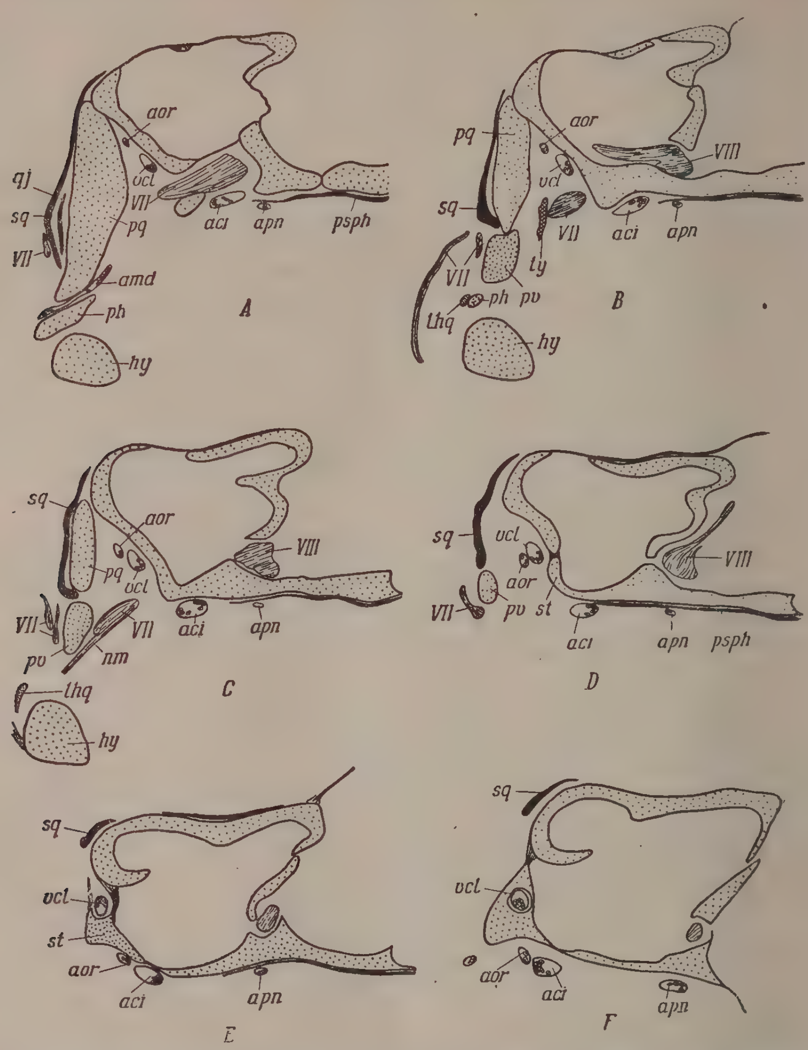


Рис. 12. Hynobius Kayserlingii. *A* — *E* — личинки 26 мм длиной, пять поперечных срезов из одной серии. *A* — разрез на уровне основания гиоидного отростка (через канал для челюстной артерии); *B* — то же через конец гиоидного отростка; *C* — то же через среднюю часть вентрального стержня на уровне выхода наружного челюстного нерва на его поверхность; *D* — то же на уровне выхода гиоидного нерва на поверхность стержня; *E* — то же на уровне основной части stapes; *F* — личинка 34 мм. Поперечный разрез на уровне основной части stapes

aci — внутренняя сонная артерия, *aor* — орбитальная артерия, *apn* — нёбно-носовая артерия, *hy* — гиоид, *lhq* — гиоквадратная связка, *nm* — внутренний челюстной нерв, *ph* — гиоидный отросток, *ty* — рудименты барабанной полости, *pq* — нёбно-квадратный хрящ, *qj* — quadratojugale, *amd* — челюстная артерия, *psph* — парасфеноид, *pv* — вентральный стержень столбика, *sq* — чешуйчатая кость, *st* — слуховая косточка (в *D* — сращенная со стенкой слуховой капсулы), *vcl* — боковая вена головы, *VII* — гиомандибулярный нерв (в *B* и *C* снаружи — n. lateralis, в *D* — n. hyoideus), *VIII* — ганглий слухового нерва

вании слуховой косточки лежит тонкая костная пластинка, окруженная хрящевым кольцом (рис. 14). Она помещается в овальном окне, с передним краем которого она связана хрящевой перемычкой. От середины

основной пластинки отходит грибообразный столбик, состоящий из узкой костной ножки и широкой хрящевой шляпки, переходящей впереди в хрящевой наплыв на quadratum (рис. 14). Последний в главной своей массе полностью окостенел. Хрящ сохранился лишь в области отростков (processus pterygoideus, ascendens, basalis, oticus). Указанный хрящевой наплыв, развившийся из вентрального стержня столбика, связан только небольшой полоской с хрящом, сохранившимся в области основания ушного отростка. В остальном весь хрящевой наплыв лежит обособленной массой на задней поверхности костного quadratum. Глубокой выемкой, через которую проходит гиомандибулярный нерв (рис. 14), этот хрящевой наплыв разделяется на дорсальную массу — «processus columellaris» — и вентральный, довольно длинный, направленный назад отросток — «processus hyoideus». Вся эта хрящевая масса, вместе взятая (рис. 14), представляет части верхнего отдела гиоидной дуги, развив-

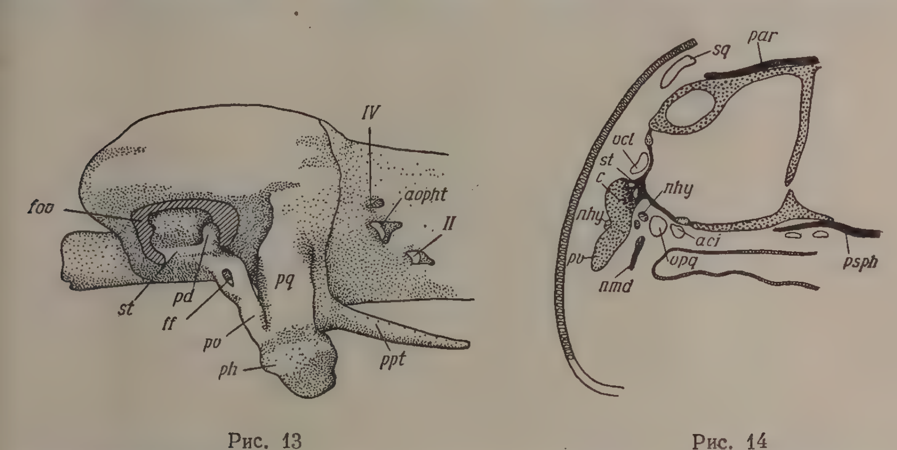


Рис. 13 Рис. 14

Рис. 13. Hynobius Kayserlingii, личинка 27 мм длиной. Пластическая реконструкция задней половины черепа. Вид сбоку и немного сверху

aopht — отверстие для arteria ophthalmica, *ff* — отверстие в стержне столбика для прохождения гиомандибулярного нерва (вариант), *fov* — овальное окно (заштриховано), *pd* — отросток stapes, охватывающий вену, *ph* — гиоидный отросток, *ppt* — крыловидный отросток, *pq* — нёбно-квадратный хрящ, *pv* — вентральный стержень слуховой косточки (hyomandibulare), *st* — stapes (основание), *II*, *IV* — отверстия для выхода нервов

Рис. 14. Hynobius Kayserlingii, взрослый, 65 мм длиной. Поперечный разрез через слуховую область

aci — внутренняя сонная артерия, *c* — головка слуховой косточки, *nhy* — гиоидный нерв, *nmd* — внутренний нижнечелюстной нерв, *par* — теменная кость, *psph* — парасфеноид, *pv* — вентральный стержень слуховой косточки (наплыв хряща на квадратной кости), *sq* — чешуйчатая кость, *st* — окостеневшая слуховая косточка, *vcl* — боковая вена головы, *vpq* — нёбно-квадратная вена

шиеся из описанных мезенхимных тяжей позади от нёбно-квадратного хряща. По положению и связям она гомологична подвеску (hyomandibulare) рыб.

Сравнение с другими хвостатыми амфибиями показывает примитивность и обособленность положения Hynobiidae. Просмотр ряда серий по развитию Amblystoma, Pleurodeles, Salamandrina показывает резкую редукцию слуховой косточки и ее столбика. Я не находил у них каких-либо других частей гиоидной дуги, сравнимых с вентральным стержнем столбика Hynobius и Ranodon. Впрочем, в моем распоряжении пока нет стадий метаморфоза, которые могли бы дать некоторые указания на судьбу этих частей. Однако по литературным данным (F. W. Thyng, 1906), у Amphiuma stapes продолжается в хрящевой стержень, идущий вдоль заднего края quadratum и сливающийся с ним. Быть может, это указывает на менее обособленное положение Amphiumidae, чем это прини-

мается (H. D. Reed, 1920; E. R. Dunn, 1922), и на их родство с Hynobiidae.

Из литературных данных следует еще упомянуть о находках, имеющих, повидимому, некоторое отношение к описанным мною фактам. Литцельман (E. Litzelman, 1923) описал как рудимент hyomandibulare у Triton alpestris продолговатый хрящ, прилежащий сзади к palatoquadratum и позднее к нему прирастающий. Его положение на стадиях метаморфоза напоминает гиоидный отросток. Однако Литцельман указывает, что он лежит под squamosum и n. mandibularis internus проходит над ним. Между тем у Hynobiidae описанный нами хрящевой стержень и гиоидный отросток лежат позади края squamosum и им не покрываются. Кроме того, n. mandibularis internus проходит под этими хрящами, а не над ними. Поэтому вопрос о гомологии с хрящом, описанным Литцельманом, приходится оставить пока открытым. Б. А. Домбровский (1917) описал у обыкновенной саламандры в качестве варианта рудимент подвеска в виде связки, также напоминающей по положению описанный мною вентральный стержень. Прохождение гиомандибулярного нерва впереди этой связки заставляет меня, однако, и в этом случае воздержаться от суждения о ее значении.

ВЫВОДЫ

1. Hynobiidae сохранили в своих личиночных признаках, и в особенности на более поздних стадиях развития, многие черты примитивной организации. В частности, это касается аппарата звукопередачи, построенного гораздо сложнее, чем у других хвостатых амфибий, что указывает на его редукцию, связанную с редукцией барабанной полости. Рудименты последней также имеются у Hynobiidae.

2. Овальное окно не может рассматриваться как простой остаток эмбрионального базального окна слуховой капсулы. Оно образуется из эмбрионального окна в результате ряда вторичных процессов, связанных с развитием слуховой «косточки».

3. Слуховая косточка — stapes закладывается совершенно независимо от стенок слуховой капсулы и независимо (впереди) от его базального окна. Эта закладка связывается с задним краем чешуйчатой кости (squamosum) и ушным отростком нёбно-квадратного хряща посредством мезенхимного сгущения, в котором затем дифференцируется, начиная от stapes, его столбик — stilus columellae. Базальная часть слуховой косточки растет назад и разрастается затем в виде широкого основания (пластинки) в мембране овального окна. Передне-медиальный край пластинки срастается с краем слуховой капсулы, ограничивающим овальное окно.

4. Как продолжение мезенхимного сгущения, идущего от stapes с его столбиком к заднему краю чешуйчатой кости, развивается вентральный мезенхимный тяж, идущий в вентро-латеральном направлении вдоль края чешуйчатой кости и задней стороны нёбно-квадратного хряща вплоть до места прикрепления гиоквадратной связки, где развивается гиоидный отросток. Последний закладывается в мезенхимном сгущении у основания указанной связки, но дифференцируется в связи с нёбно-квадратным хрящом. Гиоидное происхождение отростка документируется прохождением первичной челюстной артерии (arteria quadrato-mandibularis) через канал между нёбно-квадратным хрящом и его гиоидным отростком. На поздних стадиях личиночного развития в вентральном мезенхимном тяже, начиная с конца столбика, развивается хрящевой стержень — processus ventralis columellae, доходящий до гиоидного отростка. На стадиях метаморфоза конец вентрального хрящевого стержня сливается с нёбно-квадратным хрящом в области его гиоидного отростка.

5. На средних стадиях личиночного развития у Hynobiidae устанавли-

вается, следовательно, непрерывность элементов гиоидной дуги, которая ко времени метаморфоза состоит из хрящевых частей дорсального отдела — stapes, extracolumella, processus hyoideus — и хорошо известного вентрального отдела — hyoideum, связанных между собой гиоквадратной связкой. Первый отдел гомологичен подвеску рыб, а связка представляет собой interhyale.

Литература

Домбровский Б. А., 1917. Сравнительно-анатомический очерк проводящего звук аппарата земноводных, Зап. Киевск. об-ва естествоиспыт., 26.

Шмальгаузен И. И., 1923. Der Suspensorialapparat der Fische und das Problem der Gehörknöchelchen, Anat. Anz., 56.— 1953. Аутостилия и преобразования верхних отделов первых висцеральных дуг у низших наземных позвоночных, Зоол. журн. т. XXXII, вып. 1.— 1953а. Развитие артериальной системы головы у хвостатых амфибий, там же, вып. 4.

Dunn E. R., 1922. The sound-transmitting apparatus of salamanders and the phylogeny of the caudata, Amer. Natur., 56.— 1923. The salamanders of the family Hynobiidae, Proc. Amer. Acad. Arts a. Sci., 58.

Holmgren N., 1949. Contributions to the question of the origin of Tetrapods, Acta Zool. (Stockholm), 30.

Kingsbury B. F. a. Reed H. D., 1909. Columella auris in Amphibia, J. of Morphol., 20.

Litzelman E., 1923. Entwicklungsgeschichtliche und vergleichendanatomische Untersuchungen über der Visceralapparat der Amphibien, Zschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 67.

Stadtmüller F., 1936. Kranium und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, Hb. d. vergl. Anat. d. Wirb., Bd. 4.

Thyng F. W., 1906. Squamosal bone in Tetrapodous Vertebrata, Proc. Bost. Soc. Nat. Hist., vol. 32. (цит. по F. Stadtmüller).

Versluys J., 1898. Mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia, Zool. Jb. Anat., 12.— 1904. Entwicklung der Columella auris bei den Lacertilien, ibidem, 19.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

МАТЕРИАЛЫ ПО ПИТАНИЮ ГНЕЗДОВЫХ ПТЕНЦОВ НЕКОТОРЫХ ЛЕСНЫХ НАСЕКОМОЯДНЫХ ПТИЦ

И. А. НЕЙФЕЛЬДТ

Зоологический институт АН СССР

В процессе работы в составе экспедиции Ленинградского государственного университета по изучению орнитофауны Савальской лесной дачи автору настоящей статьи удалось собрать некоторый материал по питанию гнездовых птенцов соловья (Luscinia luscinia L.), обыкновенной горихвостки (Phoenicurus phoenicurus L.), лесного конька (Anthus trivialis L.), обыкновенной овсянки (Emberiza cintinella L.), пеночки-трещетки (Phylloscopus sibilator Bechst.) и пеночки-теньковки (Ph. collybitus Vieill.).

Учитывая важность накопления сведений по питанию лесных насекомоядных птиц и почти полное отсутствие литературных данных по питанию гнездовых птенцов вышеуказанных видов, мы сочли возможным опубликовать свой материал, собранный в течение двух летних сезонов 1951 и 1952 гг.

Савальская лесная дача — небольшой (около 3700 га) лесной массив в Балашовской области. Основная площадь занята сосной; имеются также посадки дуба, березы смешанных культур, а также лесá естественного происхождения (дубравы). Наиболее густо заселены интересовавшими нас видами птиц сосновые и дубовые средневозрастные посадки с хорошо развитым подседом или травяным покровом.

Изучение питания гнездовых птенцов производилось по способу, описанному в статье А. С. Мальчевского и Н. П. Кадочникова [1]. Предложенный ими метод удобен и прост, как правило, дает материал хорошей сохранности, а главное — не требует уничтожения птиц. Повязки из мягкого шнура накладывались на шею птенцам в возрасте от 3 до 8 дней. В более позднем возрасте птенцы у большинства исследуемых видов при частом посещении нами гнезд, начинали выскакивать из них, а потому наложение повязок становилось затруднительным. В тех случаях, когда птицы гнездились в выгнивших пнях (горихвостки), удавалось искусственно задерживать вылет птенцов и получать от них принесенный родителями корм. Через каждые 2 часа повязки снимались, и птенцы подкармливались.

Питание изучалось на 110 птенцах, от которых получено 265 порций корма, содержавших 666 экз. различных беспозвоночных животных [2]. Кроме того, было исследовано содержимое 15 желудков птенцов, а также взрослых птиц. Собранные материалы дополнены непосредственными наблюдениями у гнезд и на тех местах, где разыскивали корм взрослые птицы.

Руководил работой А. С. Мальчевский, от него же нами был получен ряд ценных указаний по написанию настоящей статьи. В процессе полевой работы автор пользовался советами сотрудника ВИЗР Н. П. Кадочникова. Определение насекомых и других беспозвоночных проведено Е. Паншиной. Считаем приятным долгом выразить всем указанным лицам нашу глубокую благодарность.

Соловей

Соловей — обычная птица Савальской дачи. В некоторых участках леса численность этого вида была весьма значительной — до 1,06—

---

[1] А. С. Мальчевский и Н. П. Кадочников, Методика прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц, Зоол. журн., 1953, т. XXXII, вып. 2

[2] За одну порцию принималось количество корма, принесенное за один прилет птицы к гнезду.

1,3 пары на 1 га. Наименьшее расстояние между гнездами равнялось 100 м.

Питание соловья изучалось нами на четырех гнездах с 17 птенцами 4—8-дневного возраста, у которых удалось отобрать 133 экз. различных беспозвоночных, принесенных за 46 прилетов (табл. 1).

Таблица 1

Пища птенцов соловья

Отряды и семейства беспозвоночных	Колич. экз. на 46 прилетов	Из них		В скольких порциях встречены
		имаго	гусеницы и личинки	
Чешуекрылые (Lepidoptera) . . .	39	8	31	—
Шелкопряды (Lasiocampidae) .	26	—	26	26
Совки (Noctuidae)	4	4	—	2
Листовертки (Tortricidae) . . .	3	—	3	3
Пяденицы (Geometridae) . . .	1	1	—	1
Медведицы (Arctiidae)	1	—	1	1
Хохлатки (Notodontidae) . . .	1	—	1	1
Неопределимые остатки бабочек	3	3	—	3
Верблюдки (Raphidioptera) . . .	27	—	27	10
Жесткокрылые (Coleoptera) . . .	21	14	7	—
Дровосеки (Cerambycidae) . .	7	7	—	3
Жужелицы (Carabidae)	6	—	6	6
Долгоносики (Curculionidae) . .	1	1	—	1
Щелкуны (Elateridae)	1	—	1	1
Неопределимые остатки жуков	6	6	—	5
Равнокрылые хоботные (Homoptera)	8	8	—	—
Пенницы (Cercopidae)	2	2	—	1
Листоблошки (Psyllodea) . . .	3	3	—	2
Тли (Aphidoidea)	3	3	—	1
Клопы (Hemiptera—Heteroptera)	3	3	—	2
Двукрылые (Diptera)	4	4	—	—
Комары (Culicidae)	2	2	—	2
Мухи (Muscidae)	2	2	—	2
Прямокрылые (Orthoptera) . . .	2	2	—	—
Саранчовые (Acrididae)	1	1	—	1
Кузнечиковые (Tettigoniidae) .	1	1	—	1
Пауки (Arachnoidea)	24	24	—	15
Брюхоногие моллюски (Gastropoda)	5	5	—	3
Итого . . .	133	68	65	—

Из наиболее часто поедаемых соловьем насекомых следует указать в первую очередь на представителей отряда Lepidoptera. Птенцам приносили главным образом гусениц непарного (Ocneria dispar L.) и кольчатого (Malacosoma neustria L.) шелкопрядов. Гораздо реже они поедали бабочек совок, пядениц, медведиц и хохлаток. Волосистые гусеницы шелкопрядов в местах их массового размножения поедаются соловьями, видимо, в большом количестве. Кварталы же, в которых проводилась работа, были мало показательны в этом отношении. При вскрытии четырех желудков 5-дневных птенцов, погибших при разорении гнезда горностаем, кроме остатков различных насекомых, было обнаружено шесть крупных гусениц непарного шелкопряда. Внутренние стенки исследованных желудков были покрыты острыми волосками этих гусениц. Наиболее крупные экземпляры принесенных 7-дневным птен-

цам гусениц непарного шелкопряда весили 600 мг; размеры их были 3×0,7 см. Птенцы с трудом проглатывали такой корм.

В большом количестве поедались также личинки верблюдки, ведущие, как известно, наземный образ жизни. Чаще всего птицы приносили их птенцам в дождливую и холодную погоду. Представители отряда Coleoptera играли значительно меньшую роль в пищевом рационе птенцов. В числе их были мелкие усачики, долгоносики и личинка жука-щелкуна (проволочник). Самыми крупными оказались личинки красотелов (Calosoma sycophanta L.). В незначительном количестве встречались листоблошки, тли, лесные клопы (Palomena prasina L.), двукрылые и прямокрылые насекомые. Из последних следует отметить принесенного один раз крупного зеленого кузнечика (Tettigonia viridissima L.). Помимо насекомых, соловьи довольно часто приносили пауков. Несколько раз вместе с кормом птенцы получали комочки земли, мелкие песчинки, которые, как отмечают в своей статье А. С. Мальчевский и Н. П. Кадочников (1953), видимо, выполняют роль гастролитов. Иногда также захватываются и очень мелкие моллюски, имеющие плотную раковину. Кормят птенцов оба родителя. Песчинки и комочки земли приносили птенцам также горихвостки, лесные коньки и пеночки.

Таблица 2

Соотношение отдельных групп беспозвоночных животных, поедаемых соловьем и горихвосткой

Группы беспозвоночных	Соловей (46 прилетов)	Горихвостка (56 прилетов)
	Колич. экз.	
Гусеницы	31	15
Личинки верблюдок	27	—
Пауки	24	18
Жуки	13	2
Личинки жуков	7	—
Бабочки	9	24
Моллюски	5	1
Двукрылые	4	20
Тли	3	—
Листоблошки	3	—
Лесные клопы	3	—
Прямокрылые	2	9
Пенницы	2	—
Муравьи	—	3
Итого	133	92

Таким образом, анализ корма, поедаемого птенцами соловья, показывает, что основную его массу составляют гусеницы, личинки или взрослые насекомые, связанные с нижним ярусом леса и лесной подстилкой. Очень редко встречаются бабочки, двукрылые и тем более прямокрылые, связанные с открытыми стациями.

Непосредственные наблюдения за взрослыми птицами также показали, что соловьи собирают корм неподалеку от гнезда в лесной подстилке, на нижних ветвях деревьев и кустарников или склевывают насекомых с травы.

Горихвостка

Видимо, из-за недостатка дупел и искусственных гнездовий летом 1951 г. многие горихвостки Савальской лесной дачи гнездились на земле или же в гнилых пнях невысоко над землей. Приведенный ниже небольшой материал по питанию этого вида был получен от птенцов из гнезд, располагавшихся на земле. В отличие от близкородственного им соловья, горихвостки выбирали негустые участки леса неподалеку от полян, просек или дорог. Корм они собирают со стволов деревьев, ветвей и листьев, часто схватывая насекомых, подобно мухоловкам, на лету. В связи с этим и характер корма у них совсем иной, нежели у соловьев. Из табл. 2 видно, что в пищевом рационе горихвостки преобладают летающие формы насекомых. Гусениц было принесено гораздо меньше, причем ловились только голые гусеницы пядениц и совок.

Личинки жуков и верблюдок, связанные с лесной подстилкой, а также тли, листоблошки и лесные клопы вообще отсутствовали. Зато гораз-

до больше было бабочек, двукрылых и прямокрылых. Последние вылавливались, видимо, в открытых местах. Прилетая к гнезду с кормом 20—25 раз в час, горихвостки приносят в каждый прилет от 1—2 до 3—5 экз. насекомых.

Лесной конек

Лесной конек — одна из наиболее многочисленных птиц Савальской лесной дачи. Этот вид заселяет почти все типы негустых лесных насаждений, кроме сырых и очень затененных участков леса. Наибольшее количество гнезд было встречено в сосняках с подседом или хорошо развитым травяным покровом.

Лесные коньки собирают корм в лесной подстилке, склевывают насекомых с травы и ветвей, отыскивая их неподалеку от гнезда. Кормить птенцов начинают с первого дня (как и ранее описанные виды), причем в один прилет кормят только одного птенца. Приносят корм оба родителя. В одной порции содержится от 1—2 до 7—8 экз. насекомых. Очень мелких насекомых, например, тлей, в одной порции бывает до 20—25 экз.

Работа проводилась на 36 птенцах в мае, июне и июле 1951 и 1952 гг. В общей сложности от птенцов было получено 166 экз. беспозвоночных животных, принесенных им за 52 прилета (табл. 3).

Таблица 3

Пища птенцов лесных коньков

Отряды и семейства беспозвоночных	Колич. экз. на 52 прилета	В скольких порциях встречены
Двукрылые (Diptera)	62	—
Настоящие мухи (Muscidae)	50	4
Ктыри (Asilidae)	9	6
Настоящие комары (Culicidae)	2	2
Мошки (Simuliidae)	1	1
Чешуекрылые (Lepidoptera)	35	—
Совки, или ночницы (Noctuidae)	18	10
Пяденицы (Geometridae)	10	9
Листовертки (Tortricidae)	4	3
Шелкопряды (Lasiocampidae)	1	1
Неопределимые остатки бабочек	2	2
Равнокрылые хоботные (Homoptera)	31	—
Тли (Aphidoidea)	30	3
Пенницы (Cercopidae)	1	1
Жестокрылые (Coleoptera)		
Мелкие жуки	4	4
Верблюдки (Raphidioptera)	4	2
Прямокрылые (Orthoptera)	5	2
Перепончатокрылые (Hymenoptera)		
Муравьи (Formicidae)	1	1
Пауки (Arachnoidea)	20	16
Кивсяки (Julidae)	1	1
Брюхоногие моллюски (Gastropoda)	3	2
Итого	166	—

Основную массу корма составляют Diptera, гусеницы, куколки и редко бабочки, преимущественно из семейств совок (Agrotis corticla, A. obscura, Hadena lateralis, Plusia gamma и др.) и пядениц (Operophthera brumata, Geometra papilionaria и др.), а также пауки и тли. Последние, из-за незначительных размеров, не имели большого значения в питании лесного конька. Следует отметить, что большей частью пауков приносили маленьким птенцам 1—3-дневного возраста или же в пасмурную погоду. В 1951 г. пауки в пищевом рационе лесного конька почти отсутствовали (отобран всего 1 экз.), но зато чаще поедались саранчовые (наблюдения проводились и в 1951, и в 1952 г. в одном квартале). В общем в сборах были обнаружены представители 18 различных семейств беспозвоночных животных.

Подсчитать число прилетов к гнезду с кормом нам не удалось ввиду очень большой осторожности лесного конька. Однако по числу отобран-

ных у птенцов порций корма можно сказать, что лесной конек кормит птенцов не очень часто, прилетая с кормом от двух-трех до шести-семи раз в час. При этом иногда бывают большие перерывы в кормлении птенцов, особенно в дождливые или очень жаркие дни. В первый период гнездовой жизни птенцов, когда взрослые птицы подолгу находятся в гнезде, выкармливание бывает весьма нерегулярным.

Овсянка обыкновенная

Так же, как и лесной конек, обыкновенная овсянка заселяет почти все типы лесных насаждений. В условиях Савальской лесной дачи большинство гнезд располагалось в густых затененных участках леса и только три гнезда (из 22 известных) были найдены на опушках и вырубках. Изучение питания птенцов обыкновенной овсянки, проводившееся в мае, июне и июле 1952 г. на трех гнездах с 10 птенцами, показало, что взрослые птицы приносят исключительно животный корм. Всего было получено 128 экз. беспозвоночных, принадлежавших к 34—36 различным видам. Как видно из табл. 4, основную массу составляли представители отряда Lepidoptera.

Таблица 4

Пища птенцов овсянки обыкновенной

Отряды и семейства беспозвоночных	Колич. экз. на 40 прилетов	Из них: имаго	Из них: гусеницы и личинки	Колич. видов	В скольких порциях встречены
Чешуекрылые (Lepidoptera)	56	24	32	19—20	—
Совки, или ночницы (Noctuidae)	17	6	11	6	9
Шелкопряды (Lasiocampidae)	15	13	2	3	11
Пяденицы (Geometridae)	15	2	13	4	8
Хохлатки (Notodontidae)	2	—	2	1	2
Волнянки (Leparidae)	1	1	—	1	1
Огневки (Pyralididae)	1	1	—	1	1
Неопределимые остатки	5	1	4	3—4	—
Прямокрылые (Orthoptera) Саранчовые (Acrididae)	44	43	1	1—2	16
Двукрылые (Diptera)	16	16	—	3	—
Мухи (Muscidae)	14	14	—	2	3
Ктыри (Asilidae)	2	2	—	1	2
Жесткокрылые (Coleoptera)	7	6	1	7	—
Пластинчатоусые (Scarabaeidae)	3	3	—	3	3
Щелкуны (Elateridae)	2	2	—	2	2
Жуки-рогачи (Lucanidae)	1	—	1	1	1
Дровосеки (Cerambycidae)	1	1	—	1	1
Перепончатокрылые (Hymenoptera) Муравьи (Formicidae)	2	2	—	1	1
Ручейники (Trichoptera)	1	1	—	1	1
Пауки (Arachnoidea)	1	1	—	1	1
Брюхоногие моллюски (Gastropoda)	1	1	—	1	1
Итого	128	94	34	34—36	—

Чаще всего приносили птенцам гусениц и бабочек совок, шелкопрядов, пядениц. Из наиболее крупных представителей этого отряда следует отметить следующих: гусениц соснового шелкопряда (Dendrolimus pini L.), гусениц и бабочек кольчатого шелкопряда и гусениц хохлаток. На втором месте по числу экземпляров стоят саранчовые. Они поедались обыкновенными овсянками в большом количестве лишь в том случае,

если гнездо располагалось поблизости от мест скопления этих насекомых. Так, овсянки, гнездившиеся в центре леса, выкармливали своих птенцов исключительно бабочками, гусеницами, жуками, и только один раз было принесено саранчовое. Овсянки, гнездившиеся в 50 м от широкого Астраханского тракта, богатого прямокрылыми, собирали корм не только в лесу, но и на этой дороге. В результате из 88 экз. принесенных птенцам насекомых 43 экз. (почти 50%) составляли саранчовые. Жуки занимают незначительное место в пищевом рационе обыкновенных овсянок Савальской лесной дачи. Самыми крупными из них были июньские хрущи (Amphimallon solstitialis L.). Пауки, муравьи и другие полезные или безразличные в хозяйственном отношении виды поедались очень редко. Количество насекомых, уничтожаемых обыкновенными овсянками в период выкармливания птенцов, весьма значительно. За 2 часа мы отбирали у птенцов 11—14 порций корма, весивших 4,07—5,25 г. Вес корма, принесенного птенцам за 2 часа, составлял 10—11% их собственного веса. За один прилет птицы приносили от 1—2 до 7—8 экз. насекомых.

В случае обилия поблизости животного корма взрослые птицы, которые, видимо, часто поедают семена, тоже переключаются на питание насекомыми. По совету Н. Ю. Ченцовой, нами был проделан следующий простой опыт. На площади 50×50 м около гнезда одной пары овсянок на земле было сделано несколько кормовых столиков с зерном овса. В течение 3 дней птицы почти не трогали зерна; только с наступлением дождливой погоды на кормовых столиках стала появляться шелуха от овса, и вскоре все семена были съедены. Птенцы же и в этом случае выкармливались только насекомыми. Корм обыкновенные овсянки собирают на дорогах, просеках и в лесу на земле. Растительный корм поедается взрослыми птицами, повидимому, довольно часто. Сравнение содержимого желудков 3-дневных птенцов и взрослой птицы, попавшей в ловушку, поставленную на грызунов неподалеку от гнезда, показало, что птенцы выкармливались исключительно насекомыми и пауками, тогда как в желудке взрослой птицы были только семена проса (Panicum miliaceum L.) и чистотела (Chelidonium majus L.). В случае более позднего гнездования растительный корм все же приносили и птенцам. Так, например, при вскрытии желудков двух 8-дневных птенцов обыкновенной овсянки, погибших при разорении гнезда 19 июля 1952 г., помимо остатков саранчовых, были обнаружены семена проса.

Пеночки

В Савальской даче гнездятся два вида пеночек — пеночка-трещотка и пеночка-теньковка.

Пеночка-трещотка наиболее часто встречается в дубравах с негустым подседом, а также в смешанных и сосновых насаждениях с подлеском и высокой травой. Корм птицы разыскивают в непосредственной близости от гнезда и всегда в кронах деревьев и кустарников. Быстро передвигаясь по ветвям, пеночки склевывают насекомых с листьев и стволов деревьев или схватывают их на лету, часто задерживаясь при этом в воздухе на одном месте. Кормят птенцов и самец и самка. Путем подсчетов у гнезд было установлено, что в утренние часы взрослые птицы прилетают к гнезду с кормом от 11 до 27 раз в час. В порции, принесенной птенцам за один прилет, бывает 1—2, реже — 3 экз. насекомых.

В 1952 г. от 27 птенцов пеночки-трещотки в возрасте от 3 до 7 дней было получено 60 экз. различных беспозвоночных, принесенных им за 40 прилетов. Получение большего количества материала по питанию пеночек не было необходимым, так как состав приносимого корма оказался в общем однообразным, несмотря на то, что наблюдения велись в разных стациях. Как видно из табл. 5, основную массу корма составляли пауки (32 экз.), которых приносили очень часто. На втором месте

по количеству экземпляров стоят мелкие гусеницы совок, пядениц, листоверток и других представителей отряда Lepidoptera. Часто птицы приносили мелких двукрылых — мух, комаров.

Таблица 5

Пища птенцов пеночек

Отряды и семейства беспозвоночных	Пеночка-теньковка		Пеночка-трещотка	
	Колич. экз. на 31 прилет	В скольких порциях встречены	Колич. экз. на 40 прилетов	В скольких порциях встречены
Чешуекрылые (Lepidoptera) . . .	33	—	13	—
Пяденицы (Geometridae) . . .	11	10	3	3
Листовертки (Tortricidae) . . .	19	15	3	3
Совки (Noctuidae)	3	3	2	2
Хохлатки (Notodontidae) . . .	—	—	2	2
Неопределимые остатки гусениц	—	—	3	3
Равнокрылые хоботные (Homoptera)	31	—	1	—
Тли (Aphidoidea)	29	3	—	—
Пенницы (Cercopidae)	2	2	1	1
Двукрылые (Diptera)	9	5	7	—
Комары (Culicidae)	—	—	4	4
Мухи (Muscidae)	—	—	3	3
Стрекозы (Odonata)	—	—	1	1
Мелкие жуки (Coleoptera) . . .	1	1	—	—
Пауки (Arachnoidea)	11	4	32	30
Брюхоногие моллюски (Gastropoda)	2	2	5	3
Итого	87	—	60	—

По сравнению с трещоткой, пеночка-теньковка ведет более скрытный образ жизни и заселяет самые густые, тенистые участки леса с хорошо развитым подседом. Корм взрослые птицы собирают довольно высоко в кронах деревьев. В пищевом рационе пеночек-теньковок основное место занимали насекомые, живущие на листве и ветвях деревьев, преимущественно гусеницы, реже — бабочки пядениц и листоверток (табл. 5). Пяти птенцам за 31 прилет было принесено 23 гусеницы и 10 бабочек. Следует отметить большое количество тлей (29 экз.). Сравнительно часто, но в меньшем количестве, чем у пеночки-трещотки, приносили пауков и мух. В одной порции было от 1 до 6 экз. мелких насекомых.

Из всего вышеизложенного видно, что с хозяйственной точки зрения изучавшиеся виды должны быть признаны полезными, так как основное место в их питании занимали насекомые — вредители леса, полевых и огородных культур. Из 666 экз. беспозвоночных, полученных от птенцов, 215 экз. (около 32,3%) составляли представители отряда Lepidoptera, главным образом гусеницы шелкопрядов, пядениц, совок, листоверток, реже — их бабочки. Часто птицы приносили двукрылых, саранчовых, а также тлей и других Homoptera. Наряду с этим, изучение питания гнездовых птенцов при помощи перевязки шеи показало, что в пищевом рационе большинства видов видное место занимали пауки (106 экз.), которые почти не обнаруживаются при анализе содержимого желудков.

В условиях Савальской дачи наиболее полезными следует считать овсянок, соловья, горихвостку. Эти птицы, несомненно, играют большую роль в уничтожении насекомых-вредителей, особенно в годы их массового размножения.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

ШКАЛА БАЛЛЬНОЙ ОЦЕНКИ УПИТАННОСТИ ПТИЦ

В. С. ЗАЛЕТАЕВ

Институт географии АН СССР и Зоологический музей
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Одним из существенных показателей состояния животного является упитанность. На основании упитанности птицы можно судить, насколько благоприятны для вида условия существования, как сказываются на состоянии птиц условия погоды, не позволяющие им нормально кормиться, каково состояние птиц во время пролета и на зимовках. Изучение упитанности птиц нужно также при бонитировке охотничьих угодий и т. п. Зоологам в условиях полевых исследований всегда приходится учитывать степень упитанности и истощенности птиц.

Однако до последнего времени нет такой системы оценки упитанности птиц, результаты применения которой, полученные разными исследователями, могли бы быть сравнимыми. Авторы различных работ, каждый по-своему, говорят об упитанности и нередко не дают детальных описаний состояния жировых отложений, ограничиваясь общими замечаниями. Разумеется, на этикетках тушек птиц, поступающих в музеи, упитанность птиц обозначается еще реже, это связано с неудобством описания упитанности, которое трудно уместить на этикетке. Использование же одного веса и обычных общепринятых промеров птицы для суждения о ее упитанности недостаточно в силу больших индивидуальных, возрастных, половых и географических изменений этих показателей.

Ю. А. Исаков[1] предложил систему определения и регистрации упитанности уток как на основе учета количества жировых отложений, определяемых при вскрытии птицы, так и путем прощупывания жировых отложений через кожу на живых или убитых утках. Несмотря на всю ценность этой работы, она осталась в значительной степени не законченной и, как заметил сам автор, нуждается в уточнении и продолжении, поскольку не охватывает всех стадий ожирения или исхудания уток. Кроме того, автор предлагает очень дробную систему оценки, что затрудняет использование ее разными исследователями и может привести к различному толкованию одного и того же балла. Между тем можно ограничиться более простой схемой оценки упитанности, которая все же значительно уточнит наши сведения и облегчит запись их в полевых условиях. Необходимые детали и особенности ожирения птицы могут быть сделаны особо, в виде дневниковой записи.

На основе четырех сезонов работы на Каспийском море и наблюдений в Нижнем Поволжье и Подмосковье я попытался составить такую шкалу балльной оценки упитанности, которая касалась бы не только уток, но и других птиц[2]. Это вызвало добавочные трудности, поскольку птицы

---

[1] Ю. А. Исаков, Упитанность птиц и методы ее изучения, Зоол. журн., 1947, т. XXVI, вып. 2.

[2] Материалом для составления шкалы послужили в основном наблюдения над чайками, крачками, куликами, утками, мелкими воробьиными, дневными хищниками, перепелами и отдельными представителями других отрядов.

различных отрядов отличаются по характеру ожирения. Большинство видов птиц способно отлагать значительные запасы жира под кожей и на внутренностях. Особенно склонны к ожирению утки, лысухи, кулики, а из куриных — перепела. Сильно ожиревшими на пролете бывают соловьи, варакушки, вьюрки, козодои и другие птицы. Однако ряд видов птиц, таких, как тетерева, глухари, рябчики, никогда сильно не жиреют. Упитанность птиц последней группы нельзя оценивать по количеству и расположению жировых отложений.

У разных видов птиц, способных отлагать жир, упитанность также имеет свои особенности. Однако начальные стадии отложения жира и стадии исхудания птиц различных видов могут быть без существенной ошибки идентифицированы. А для типичной формы ожирения, свойственной утиным и перепелам в отличие от других групп, дано в таблице особое описание — рядом с общим описанием упитанности птиц.

Таблица построена на основе анализа размещения жировых отложений на теле птицы и последовательности их появления. При этом учитывались не только подкожные жировые отложения, но и отложения на внутренних органах, которые, при известной схематичности таблицы, могут быть отмечены наряду с подкожным жиром (хотя строгой корреляции в появлении жира на внутренних органах и подкожного жира у разных видов нет). Таким образом, для установления «балла упитанности» птица должна быть вскрыта (что́ всегда делается при съемке шкурки и определении пола), иногда бывает достаточно осмотра ощипанной птицы. Для отрицательных баллов параллельно указывается наиболее обычное поведение птицы на той или иной степени истощения.

При пользовании таблицей необходимо учитывать, что «баллы упитанности» зависят не только от благоприятности условий, в которых находится птица, но и от физиологического состояния ее: насиживает ли она сейчас или занята выкармливаем птенцов, находится ли в линьке или больна и заражена паразитами и т. п. В связи с этим нормальная упитанность птицы какого-либо вида оказывается различной в зависимости от сезона и пола птицы. Например, насиживающая самка, как правило, почти или совсем лишена подкожных жировых отложений (упитанность равна 0). Такая упитанность в гнездовое время оказывается для нее нормальной. Самцы же, которые не принимают участия в заботе о потомстве, в это время уже начинают усиленно откармливаться и жиреют. Напротив, осенью упитанность птиц, как самок, так и самцов, равная нулевому баллу, указывает на неблагополучные условия откорма или болезненное состояние птиц и далека от нормальной для данного сезона. Обычно к осени, к началу пролета, птицы приобретают упитанность +3 или +4 балла. Точно так же упитанность в +1 балл, а для некоторых видов +2 балла является нормой весеннего пролета, но такая упитанность во время осеннего пролета должна быть признана ненормально низкой.

Кроме того, необходимо учитывать, что календарные сезоны не совпадают с «биологическими сезонами», периодами в жизни различных видов. Так, кочевки и осенний пролет куликов начинаются уже в июле и приходятся на то время, когда у нескольких видов крачек рода Sterna и Chlidonias на островах в северном и восточном Каспии происходит выкармливание птенцов или еще насиживаются запоздалые повторные кладки.

На упитанности птиц сказывается и возраст особи. Молодые птицы начинают жиреть позже взрослых и всегда бывают более худыми, в особенности до начала осеннего отлета.

В мою задачу не входит анализ многогранного влияния условий существования на динамику упитанности птиц и ее специфики у разных систематических групп птиц. Однако сказанного достаточно, чтобы представить важность и интерес исследований в данном направлении.

Таблица для определения упитанности птиц

(Шкала «баллов упитанности»)

	Характеристика упитанности птиц	Балл	Примечание
Степень ожирения птиц	Подкожный жир покрывает все тело птицы, местами он образует отложения в виде бугров, в особенности у основания шеи, у лопаток, в нижней половине брюшка (в виде толстого нароста) и на synsacrum у пигостиля. Киль утоплен между выпуклыми жировыми наслоениями на больших грудных мышцах. Внутренности, даже сердце, имеют обильные жировые отложения	+5	Птица сильно ожиревшая. Иногда это сказывается на поведении несколько пониженной реактивностью. Крупные птицы с трудом поднимаются на крыло
	Жир равномерно распределен под кожей, на груди и на спине, образуя род жирового мешка. Киль не выдается. Внутренности, желудок и кишечник с жировыми отложениями. На сердце узкие полоски жира на наружных границах предсердий и желудочков.	+4	Осенняя нормальная упитанность для промысловых птиц, особенно для утиных и перепелов
	Все брюшко в подкожном жире. Жир местами есть на груди и спине в виде прозрачных лепестков и полос, остающихся на мышцах птицы при съемке шкурки. Внутренности, желудок и кишечник с жировыми отложениями. Граница предсердий и желудочков сердца отмечена желтоватой жировой полоской	+3	Осенняя норма при пролете для непромысловых птиц, в том числе и мёлких воробьиных
	Жировые отложения есть местами на брюшке (особенно вокруг клоаки и у хвоста), у шеи, у зоба и иногда на задней стороне шеи. Киль слегка выдается. На кишечнике бывают узкие пленки жира. В общем количество жира незначительно	+2	Средняя хорошая упитанность в летнее время в послегнездовой период
	Жировые отложения под кожей есть только под птерилиями. Брюшко без жира. Нет жира и на внутренностях	+1	Нормальная упитанность во время весеннего пролета
	Птица лишена подкожного жира, но не истощена. Кожа желтоватая. Киль выступает над грудными мышцами. Если птица не насиживает, то бывает обычно очень подвижна, активно кормится	0	Нормальная упитанность в гнездовое время, в особенности для самок
Степень истощения птиц	Жировые отложения отсутствуют, кожа утеряла желтоватый цвет, слегка синеватая или с красноватым оттенком. Киль заметно выступает над грудными мышцами, которые имеют нормальные очертания. Птица заметно исхудавшая. Кормится жадно	—1	Такие птицы (например, пролетные утки) иногда образуют небольшие табунки, которые держатся отдельно от больших пролетных стай и кормятся близко у морских берегов или на внутренних водоемах
	Кожа синяя, кажется тонкой и полупрозрачной. Киль резко обострился и проступает углом, что ощущается даже через оперение. Грудные мышцы утеряли выпуклость. Истощение сильное. Птица ослабла, летает на небольшие расстояния, часто присаживается	—2	Такие птицы, даже стайных видов, во время пролета и зимовок держатся поодиночке, утки, например,—в тихих заводях морского берега, но чаще на внутренних водоемах. Изменяется и состав их кормов. Добывают тот корм, который легче добыть, а не излюбленный

	Характеристика упитанности птиц	Балл	Примечание
Степень истощения птиц	Грудные мышцы кажутся впалыми, киль выступает очень резко и заметен через оперение. Оперение нередко топорщится. Последняя степень истощения (часто приводит к гибели птицы). Птица кормится нехотя, малоподвижна, потеряла пугливость, взлетает крайне неохотно или вовсе не взлетает, даже при близкой опасности. Иногда птица дается в руки. Слабо реагирует на раздражители, даже такие сильные, как звук выстрела в нескольких метрах от нее	3	Такие птицы обычно бывают больными или заражены гельминтами и эктопаразитами. Иногда и то и другое сочетается. Кроме того, также бывают истощены птицы на зимовках и весеннем пролете в условиях бескормицы и в непогоду

Самая запись результатов обследования птицы в отношении ее упитанности проста. На этикетку, которой снабжается каждая тушка, наряду с обычными обязательными промерами и весом, ставится балл упитанности и, если птица больна или заражена паразитами, кратко указывается состояние ее. В дневнике вместе с номером тушки и данными этикетки описывается поведение птицы и условия, при которых она была добыта.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ В СИСТЕМЕ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ ЛОСЕЙ

А. И. ЛИХАЧЕВ

Кафедра анатомии Новосибирского сельскохозяйственного института

I. ВВЕДЕНИЕ

Лоси по праву считаются самыми крупными оленями и одними из крупнейших копытных. Достаточно сказать, что их рост в холке — не ниже 180 см, а у некоторых экземпляров достигает 230 и даже 250 см.

Вопрос об одомашнивании и использовании лосей в хозяйственной деятельности человека не нов, но остается неразрешенным и на сегодня.

Мы еще недостаточно знаем биологию этого интереснейшего вида, недостаточно оцениваем то, что известно, не ставим и не разрешаем вопроса об одомашнивании во всей широте, на основе современных достижений науки и практики.

В настоящее время уже совершенно ясно, что лоси характеризуются скороспелостью и многоплодностью. Это исключительное сочетание хозяйственно важных признаков не имеет в такой степени места у представителей других видов оленей, да и у сельскохозяйственных животных. Достаточно сказать, что период эмбрионального развития у лосей равняется 230 дням, т. е. он почти на месяц короче, чем у маралов, и на 50—60 дней короче, чем у крупного рогатого скота и яков. В месячном возрасте вес лосей в два раза больше, чем при рождении, в пятимесячном возрасте он выше в 14—16 раз, а к половому созреванию, которое наступает в 16 месяцев, увеличивается 25—30-кратно. Если прибавить к этому, что лоси в приплоде имеют двух детенышей и каждый из них растет таким образом, то общий весовой их прирост до полового созревания в три-четыре раза больше, чем у телка сибирского крупного рогатого скота и яка (Лихачев, 1953).

Быстрый весовой рост находится в прямой связи с высокой мясной продуктивностью. Скороспелость тесно связана с питательными качествами молока и молочной продуктивностью в целом. По сравнению с молоком жвачных молоко оленей очень жирное. Средняя жирность молока лосей колеблется, повидимому, в пределах 11—12%. В молоке много белков — 9,5%, много солей — 1,1% и витаминов A, D, C.

Наличие исключительно ценных в хозяйственном отношении особенностей выдвигает вопрос о более глубоком изучении биологии лосей, о необходимости постановки работ, направленных на разрешение проблемы хозяйственного освоения этого вида оленей.

В настоящей статье мы рассмотрим вопрос о выносливости лосей, связанной с морфо-функциональными особенностями в системе органов движения — костяке, связках и мускулах.

II. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСОБЕННОСТЕЙ КОСТЯКА

Осевой скелет

Г р у д н о й о т д е л. В грудном отделе лосей, как и всех современных оленей евразийской ветви, 13 сегментов.

Позвонки этого отдела имеют очень длинные и сильно наклоненные назад спинные отростки. Самый длинный отросток обычно на III позвонке. Это хорошо видно на фотографии скелета (рис. 1) и из данных об относительной высоте позвонков у различных оленеобразных к длине грудного отдела позвоночника (табл. 1).

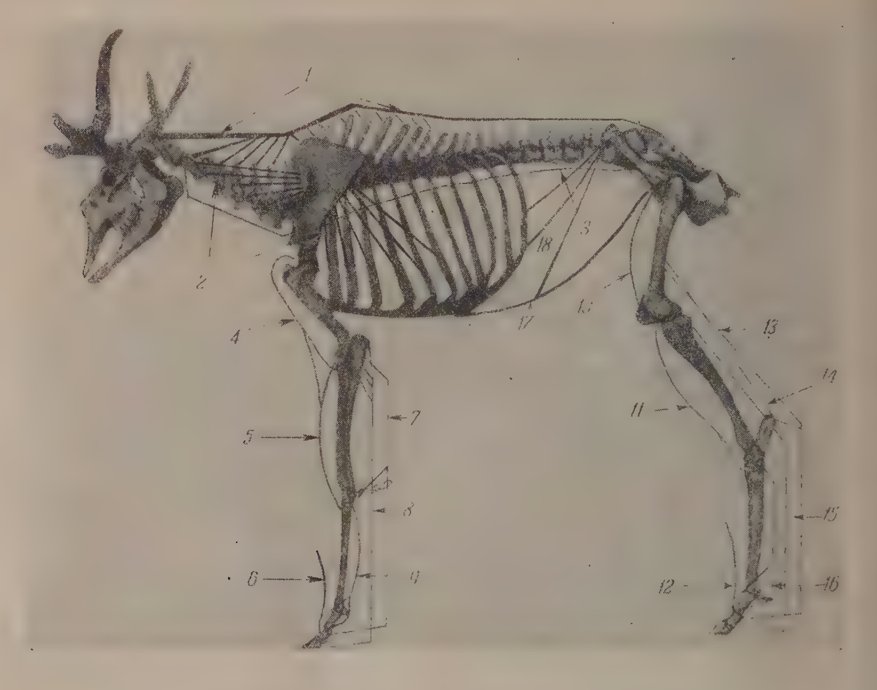


Рис. 1. Основные связки и сухожильные тяжи в мускулах лося

1 — затылочно-остистая связка, *2* — зубчатый нижний мускул, *3* — нижняя длинная связка, *4* — двуглавый мускул плеча, *5* — лучевой разгибатель, *6* — особый разгибатель третьего и четвертого пальцев, *7* — поверхностный пальцевый сгибатель, *8* — глубокий пальцевый сгибатель, *9* — межкостный мускул, *10* — прямая головка четырехглавого мускула бедра, *11* — малоберцовый третий мускул, *12* — особый разгибатель третьего и четвертого пальцев, *13* — поверхностный пальцевый сгибатель, *14* — трехглавый мускул голени, *15* — глубокий пальцевый сгибатель, *16* — межкостный мускул, *17* — белая линия, *18* — внутренний косой брюшной мускул

В сравнении с самцами у самок лося I позвонок имеет в среднем относительную длину меньше на 5%, III — на 10% и последний — на 1%.

Таблица 1

Относительная высота позвонков у самцов оленеобразных

Позвонки	Оленьки	Мунтжаки	Кабарги	Косули	Индийские пятнистые олени	Маралы	Китайские давидовы олени	Лоси
I	22	24	25—26	29	32	30	35	39—40
III	24	27	27—28	34	38	34	38	46—51
XIII	15	16	14	16	16	16	17	17

Грудная клетка у лосей характеризуется сравнительно длинными ребрами. Их относительная (к длине грудного отдела позвоночника) длина у лося больше, чем у всех оленеобразных (табл. 2).

Поясничный отдел, несмотря на то, что в нем шесть позвонков,

Таблица 2

Относительная длина ребер у оленеобразных

Ребра	Оленьки	Мунтжаки	Кабарги	Косули	Лани	Индийские пятнистые олени	Приморские пятнистые олени	Маралы	Китайские давидовы олени	Четвертичные гигантские олени	Лоси
I	27	29	25	29	29	27	29	33	29	33	37
IX	52	64	60	65	60	52	65	66	66	66	68

сравнительно небольшой длины. Так, относительная его длина (к протяженности позвоночного столба туловища) у примитивных оленеобразных — таких, как оленьки и кабарга, составляет 36%, у мунтжаков — 34%, у других оленей евразийской ветви — 31—32%, а у лосей — только 28—29%. Крепость остова поясницы обусловливается и сравнительно большей длиной суставных отростков и усложнением их структуры.

Крестец. В молодом возрасте все оленеобразные в крестцовом отделе имеют по четыре позвонка. Взрослые и старые животные из крупных оленей, как правило, имеют пять позвонков. У них происходит прирастание к крестцу хвостового позвонка. У лосей очень часто в крестце насчитывается шесть, а иногда даже семь позвонков, т. е. у них идет процесс увеличения крестцового отдела. Наряду с ростом числа позвонков, растет длина этого отдела. При пяти позвонках длина крестца у лосей составляет 17% длины позвоночника туловища, при шести — 19%, в то время как у большинства оленей при пяти позвонках относительная длина колеблется в узких пределах — от 15 до 16%. Остистые отростки в крестце высокие и сильно наклонены в сторону хвоста.

Хвостовой отдел. Лоси могут быть выделены как короткохвостые олени, так как число позвонков в этом отделе у них самое минимальное из всех оленей — пять-шесть. Относительная длина хвостового отдела колеблется в пределах от 11 до 14%, тогда как при 15 позвонках, например у мунтжаков, она достигает 46% и у оленей при девяти позвонках не бывает менее 23%.

Шейный отдел. Длина шейного отдела также небольшая — всего 28—29% общей протяженности позвоночника туловища. Среди оленей евразийской ветви нет видов со столь коротким шейным отделом. Относительная длина шейного отдела современных оленей этой ветви обычно больше 31%, а у некоторых из них (лань, индийский пятнистый олень) составляет 35%. Короткий шейный отдел типичен только для примитивных, мелких оленеобразных — оленьков (23%), кабарги (26—28%) и мунтжаков (26%).

При исследовании костяков различных видов оленей нами установлена тесная взаимосвязь между длиной шейного отдела и длиной черепа. Чем короче шейный отдел в осевом скелете оленя, тем длиннее у него череп, и наоборот. У лосей длина шейного отдела, принимаемая за 100%, на 18—20% короче черепа. Среди крупных оленей лоси — единственный вид с такими показателями.

Распространено мнение, что животные, имеющие тяжелую голову, обладают короткой шеей. Мы не нашли различий в длине шейного отдела у самок и самцов лосей, хотя череп самцов, при наличии мощного рогового вооружения, может быть тяжелее черепа самок на 20—25 кг. Гигантские олени четвертичного периода имели чрезвычайно тяжелую голову, но шейный отдел их, как у современных маралов, был сравнительно длинным — на 20% длиннее черепа.

У лосей шейный отдел настолько короток, что, несмотря на исключи-

тельную длину черепа, у них между суммарной длиной шейного отдела, черепа и высотой передних конечностей существует предельная напряженность. Длина шеи и головы, вместе взятых, только на 26—27% превосходит высоту конечностей, измеряемую от конца пальцев до локтевых суставов. У других видов оленей эти различия колеблются в пределах 32—38%.

Отдельные позвонки шейного отдела характеризуются тем, что имеют сравнительно короткое тело, но длинные, широкие и в целом мощные поперечные, остистые и суставные отростки.

Череп у современных лосей — в сравнении с другими видами оленей — достиг наибольшей величины. Даже гигантские олени четвертичного периода обладали черепом меньшей величины, чем современные крупные лоси. У самцов этого рода оленей максимальная длина черепа — 560 мм, тогда как у современных восточносибирских лосей — самцов и самок — длина его колеблется в пределах 570—650 мм; даже у самой мелкой уссурийской географической разновидности длина составляет от 525 до 590 мм. Череп у самцов, как правило, крупнее, чем у самок.

Самцы имеют рога, представляющие собой во вполне развитом состоянии сплошные костные образования, теснейшим образом связанные с роговыми отростками лобных костей и составляющие единое целое с черепом. Однако рога до самого последнего времени рассматривались вне связи со скелетом, вне связи с окружающей средой, что, естественно, создавало предпосылки для неправильного толкования существа и генезиса этих органов.

Рога у крупных взрослых самцов имеют сложное строение; мы относим их к особому вильчатому типу. Рога, а вместе с ними и лобные кости, образующие свод в мозговом отделе, оказывают большое влияние на конфигурацию черепа, на его строение.

Весь череп, а особенно базальная часть его, очень крепкий, затылок широкий и высокий, с наклоном в сторону шеи. В этом отражается большой вес головы и резко проявленная у животных древесноядность.

Височные ямки обширные, скуловые дуги черепа очень мощные. Скуловая ширина черепа в два раза больше ширины мозговой коробки, в то время как у большинства оленей она колеблется в пределах 140—155% и только у гигантских четвертичных оленей и оленей Пржевальского достигает 160%. Обширность височных ямок находится в прямой связи с сильным развитием жевательной мускулатуры и зубов, не только коренных, но и резцовых.

Лицевой отдел исключительно длинный, составляет 69% базальной длины черепа у уссурийских лосей и 70% — у восточносибирских. Такие крупные олени евразийской ветви, как маралы и олени Пржевальского, имеют лицевой отдел в 63—64%; таким же он был у гигантских оленей. У сибирских косуль лицевой отдел составляет 60%, а у европейских — 52—58%, у оленей руза и пятнистых — 59—62%. Только у китайских давидовых оленей он был сравнительно длинным — 68%, и таков же он у современных северных оленей. Своеобразие выражается не только в длине — лицевой череп лосей исключительно высок, особенно в области конца носовых костей, сильно сужен в передней части и, наоборот, широк меж глазниц.

Носовые кости очень короткие, что находится в прямой связи с сильно развитой системой носовых хрящей, сильно развитой лицевой мускулатурой и исключительной подвижностью массивной верхней губы.

Носовая полость, так же как лицевой отдел, длинная и, кроме того, высокая и широкая. Средняя ширина наружного носового отверстия, исчисляемая в процентах к скуловой ширине черепа, почти в два раза больше, чем у южных форм оленей. Высота этого отверстия больше почти в три раза, а высота носовой полости у хоан больше на 6—7%.

Хоаны отличаются большой высотой и у якутской разновидности на 2—3% шире, чем у уссурийской.

Нижняя челюсть резко специализирована. Она сужена и удлинена в резцовой части, имеет на суставных отростках опорные площадки, используемые при сдирании резцами древесной коры.

Скелет конечностей

Передняя конечность. Лопатка длинная, поскольку грудная клетка глубокая и исключительно широкая.

Плечевая кость короткая, угол, образуемый ею и лопаткой, большой, что находится в прямой связи со способностью длительное время быть на ногах, подолгу и совершенно неподвижно стоять.

Лучевая кость длиннее, чем у других оленей. Она составляет половину суммарной длины скелета свободной, нижней, части ноги (луч+запястье+ +пясть). У косуль, оленей рода Cervus и гигантских оленей относительная длина луча колеблется в пределах 47—49%.

Локтевая кость прирастает к лучевой, хорошо развитой остается только верхняя ее часть. Локтевой отросток кости увеличивается в длину и ширину с возрастом. У новорожденного лося его длина составляет 19% длины луча, у взрослого — 25—30%.

Кости запястья расположены в два ряда. В нижнем ряду всего две кости: запястные 3+2 и 4+5.

Кости пясти. Пястная третья и четвертая срастаются во время утробного развития. Относительная длина сросшейся кости у взрослых животных меньше, чем при рождении (43—48%). В ряду оленей эта кость больше всех у косуль — 46%, большая она у кабарги — 45% и, наоборот, очень короткая у оленьков — 36%. У оленей рода Cervus длина кости варьирует в пределах от 43 до 45%.

Боковая ширина диафиза составляет у взрослых экземпляров 10—11% длины кости, у мунтжаков и оленей рода Cervus 8—9%, у косуль и кабарги — всего 7%.

На дорсальной поверхности кости имеется глубокий сосудистый желоб, а на волярной — сухожильный желоб. Таким образом, на кости, совершающей при движении животного большой размах, сосуды и сухожилия мускулов надежно защищены. При отсутствии в этом звене мышц, значительное костное обрастание сосудов и сухожилий является приспособительной особенностью.

Вторая и пятая пястные кости недоразвиты, своеобразны. Так, в связи с редукцией, от второй кости остались верхние и нижние участки, а от пятой — только нижние.

Верхний участок второй пястной кости, хотя и массивный, округлый, но короткий — до 3 см длиной. Относительная — к основной пястной кости — его длина достигает 8—10%. Он в процессе эволюции вытеснен расширившимся верхним эпифизом основной пястной кости и в связи с этим не подпирает запястья, лежит в толще волярных связок сустава. По В. О. Ковалевскому (1948), это яркий факт адаптивного направления эволюции.

Нижние участки обеих боковых пястных костей остаются сравнительно очень длинными. Они уплощены, верхние их концы приострены, нижние имеют суставные поверхности. Длина их у взрослых животных колеблется между 17 и 21 см, что составляет 52—58%, а иногда и 62% длины основной пястной кости. У оленьков, которые еще сохранили полностью боковые пястные кости, они слегка укорочены, при относительной длине в 87%. У лосей — если учитывать длину верхнего и нижнего рудиментов — вторая пястная кость составляет 68—72%, т. е. тело боковых костей у них редуцировано на сравнительно незначительном участке.

Боковые пястные кости не имеют той прямолинейности, которая характерна для основной кости. Их нижние концы выгнуты в наружные стороны. Суставные поверхности выпуклые, но без гребней, что позволяет

отводить боковые пальцы в стороны. Последние по отношению к основным пальцам располагаются латеро-волярно, так как нижние концы боковых костей направлены, в дополнение ко всему, волярно (рис. 2 и 3).

Скелет пальцев. Пальцев на передних, да и на задних конечностях — по четыре; третий и четвертый — основные, второй и пятый — боковые.

Общая длина скелета основных пальцев на передних конечностях — по отношению к суммарной длине луча, пясти и запястья — колеблется в пре-

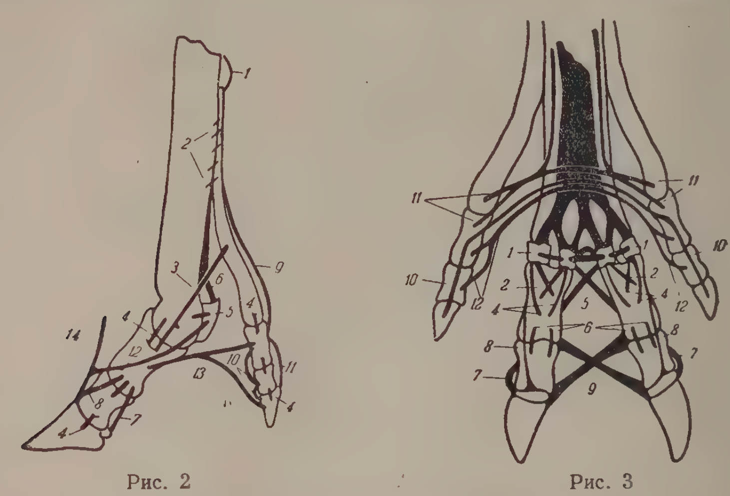


Рис. 2 Рис. 3

Рис. 2. Связки пястных костей и пальцев

1 — подвешивающая связка боковой пястной кости, *2* — межпястная связка, *3* — пястно-фаланговая боковая связка, *4* — наружные боковые связки в суставах пальцев, *5* — наружная связка сесамовидных костей, *6* — подвешивающая связка сесамовидных костей (межкостный мускул), *7* — подвешивающая связка нижней сесамовидной кости, *8* — передняя связка первой и третьей фаланги, *9* — пястно-фаланговая задняя связка бокового пальца, *10* — передняя связка венечного и копытцевого суставов, *11* — задняя связка копытцевого и венечного суставов боковых пальцев, *12* — подкрепляющая ветвь подвешивающей связки сесамовидных костей к сухожилию специального пальцевого разгибателя, *13* — межпальцевая связка, *14* — сухожилие специального пальцевого разгибателя

Рис. 3. Связка пальцев с волярной стороны

1 — межкостная связка сесамовидных костей, *2* — крестовидные связки сесамовидных костей, *3* — межкостный мускул, *4* — волярные связки сесамовидных костей, *5* — межпальцевая крестовидная связка сесамовидных костей, *6* — волярные связки венечных суставов, *7* — латеральные связки нижних сесамовидных костей, *8* — подвешивающие связки нижних сесамовидных костей, *9* — дистальная крестовидная межпальцевая связка, *10* — поверхностная, *11* — средняя и *12* — глубокая межпальцевые связки боковых пальцев

делах 24—25%, а у кабарги, сибирских косуль и маралов эта длина составляет 22%. Основные пальцы задних конечностей, как правило, на 6—8% длиннее передних.

Скелет боковых пальцев на передних конечностях составляет 50% длины основных. Задние боковые пальцы короче передних, скелет их равен 82—83% длины передних.

Суставы на основных пальцах строго одноостные, с резко выраженными гребневидными поверхностями. На боковых пальцах суставные поверхности не имеют гребней, их суставные поверхности шаровидны, эллипсоидной формы, в силу чего в суставах возможны, кроме сгибания и разгибания, и такие виды движения, как отведение и приведение, т. е. суставы в боковых пальцах двуостные. Но на задних конечностях боковые пальцы висячие.

Все фаланги в боковых пальцах узкие, как бы сплюснутые с боков. Подошвенная поверхность в копытцевых костях лежит на внутренней стороне

и представляет собой продолжение внутренней поверхности, так что нижний край в копытцевых костях приостренн, образован, по существу, нижним участком более развитой наружной стенки.

Двуостные суставы в боковых пальцах и своеобразная, сравнительно большая копытцевая кость имеют существеннейшее значение при стоянии лосей и при передвижении их по мягким грунтам, на болотах и топях.

Задняя конечность. Таз в большей мере, чем у других видов, расположен горизонтально, поэтому вислокрупость, характерная для оленей, отсутствует. Длина таза составляет 39% позвоночника туловища. У других оленей — мунтжаков, оленей рода Cervus и гигантских — относительная длина таза обычно не более 37%, а у косуль и кабарги равна только 32—33%. Таз самок шире таза самцов. В процессе индивидуального развития сильно удлиняются подвздошные кости, которые у взрослых животных составляют 55—56% длины таза против 54% у других видов. Очень большими становятся моклоковые и крестцовые бугры.

Исключительную ширину имеет седалищная кость — в связи с ростом ее верхних и нижних бугров. По отношению к длине таза ширина ее в этом месте достигает 40—44%, тогда как у других оленей она колеблется в пределах 29—33%. Эта особенность придает типичный вид тазу лосей.

Бедренная кость слегка выгнута в дорсальном направлении. Относительная длина кости к скелету нижележащей части конечности — большеберцовой + плюсневой кости + высоте скакательного сустава — составляет 42—43%. Косули и кабарги, имеющие, как лоси, очень длинные нижние части в скелете конечностей, обладают бедренной костью, длина которой не более 40—41%.

Кости голени. Большеберцовая кость у верхнего конца в полтора раза шире, чем у нижнего. Относительная длина кости меньше, чем у других оленей,— 49% против 50—51% у косуль и оленей рода Cervus.

От малоберцовой кости сохранился лишь нижний конец — лодыжковая кость. Верхний конец кости сросся с латеральным мыщелком большеберцовой кости. Несросшийся верхний рудимент имеется лишь у косуль — размером иногда в 40% от длины большеберцовой кости — и у кабарги — в 32%. Имеется он еще у оленьков и северных оленей. Приросший, но длинный верхний рудимент имеется у ланей — 36%, давидовых китайских оленей — 52%. Однако, как бы ни был длинен конец этой редуцированной кости, он у всех оленеобразных всегда очень тонок.

Скакательный сустав сложный, одноостный. В его верхнем ряду лежат обычные таранная и пяточная кости. Средний ряд образован центральной костью, которая срослась со сложной 4 + 5 костью нижнего ряда. Нижний ряд сустава включает, кроме сросшейся 4 + 5 кости, крупную 3 + 2 и первую.

Пяточная кость имеет мощный выступ, представляющий собою в скелете задней конечности важный рычаг. Длина этого рычага, как правило, больше у взрослых и более сильных экземпляров.

В ряду оленеобразных относительная длина кости у кабарги равняется 12%, у косуль — 13%, а у лосей — 16%.

Плюсна образована сросшимися 3 + 4 костями. Боковые кости — вторая и пятая — в процессе эволюции исчезли полностью. Среди оленей только у косуль встречается очень незначительный остаток второй кости в 5—6 мм длиной. Плюсна как бы сжата с боков, ее передне-задний диаметр намного больше бокового. Боковая ширина у крупных оленей не более 7% длины кости, а у косуль и того меньше — 6%. На передней ее поверхности имеется глубокий охранный сосудистый желоб, на задней — глубокий и тоже охранный сухожильный желоб. Длина кости у лосей составляет 122% длины пясти и 40% относительной длины нижней части скелета задней конечности.

Такая исключительно большая длина плюсны отмечается из оленеобразных еще только у кабарги и сибирских косуль.

III. СВЯЗКИ

Связки позвоночного столба

1. В разделе связок позвоночника прежде всего необходимо отметить затылочно-остистую связку (рис. 1, *1*), которая очень сильно развита и является мощным держателем головы и шеи. Она состоит из канатиковой и пластинчатой частей.

Канатиковая часть представляет собой двойной сухожильный тяж, который простирается от затылочной кости и гребня эпистрофея на остистые отростки, образующие остов холки, и далее по спинным отросткам до крестца. Она соответствует по длине позвоночнику. В шейной части, из-за высоких затылка и холки, связка располагается много выше позвонков. Сухожильный зубец от гребня эпистрофея длинный и одинаков по мощности с концом от затылочной кости. Толщина канатика, определяемая нами на замороженном срезе шеи, у самок ростом в 180 см достигла (справа налево) 26 мм. Верхне-нижняя толща связки 13 мм. Крупные самцы имеют канатик толщиной в 35 и даже 40 мм. Сухожильные волокна канатиковой части главной своей массой закрепляются на отростках грудных позвонков II, III и только отчасти на I позвонке.

В области остова холки связка становится более плоской, но и более широкой, образует мощное ромбовидное расширение, свешивающееся на правую и левую поверхности остистых отростков шести позвонков. Надостистая часть связки развита значительно слабее.

Пластинчатая часть имеется только в области шеи. Она состоит из двух пластин. Каждая пластина прикрепляется одним концом к канатиковой части, а другим — к хорошо развитым остистым отросткам шейных позвонков с III по VII включительно.

2. Вентральная длинная связка (рис. 1, *3*) прекрепляется по нижней поверхности тел позвонков от II шейного до крестца. Она, совместно с дорсальной длинной связкой, позвоночными хрящевыми дисками и короткими связками — такими, как межостистые, межпоперечные, междуговые,— укрепляет позвоночный столб, связывает позвонки между собой.

Крепость позвоночного столба увеличивается за счет реберных стенок, соединенных по нижним концам грудной костью, а также за счет сухожильных тяжей и сухожильных прослоек в мускулах, подвешивающих грудную клетку. К последним можно отнести сухожильную белую линию живота (рис. 1, *17*), закрепляющуюся с одной стороны на грудной клетке, а с другой — на лонном сращении таза, сухожильные прослойки в косом внутреннем брюшном мускуле, связанном с белой линией, последними ребрами и моклоковым бугром таза (рис. 1, *18*).

Связки в конечностях

В разбираемом вопросе исключительное значение имеют связки пястных костей и пальцев, изображенные на рис. 2 и 3. Лоси при положении стоя переносят основную тяжесть тела на передние конечности, которые при этом опираются на все четыре пальца. Наличие боковых пальцев не только увеличивает во много раз площадь опоры, но препятствует чрезмерному переразгибанию путовых суставов основных пальцев.

IV. МУСКУЛАТУРА

Состояние мускулатуры теснейшим образом связано с типом телосложения, соотношением в развитии отдельных костей и их положением по отношению друг к другу.

Цвет мышц темнокрасный. Многие мышцы в конечностях содержат

мощные прослойки плотной соединительной ткани (рис. 4). Прекрасно развитые мышцы имеют крепкие сухожилия.

Лоси могут стоя отдыхать и даже спать. Эта удивительная биологическая приспособленность осуществляется и за счет ряда морфо-физиологических преобразований в мышцах.

Мускулы передней конечности

Туловище соединяется с плечевым поясом конечностей исключительно при помощи мышц. Основными мускулами, поддерживающими туловище между конечностями, являются сильно сухожильные зубчатые нижние (рис. 1, *2*). Эти мышцы, как и многие другие, соединяющие плечевой пояс с туловищем, исключительно широкие.

На шее они прикрепляются к поперечнореберным отросткам шести позвонков, начиная от эпистрофея, а в области груди — ко всем истинным ребрам. У северных оленей, например, шейная часть простирается только до III позвонка.

Под действием веса тела, переносимого при стоянии в основном на передние конечности, могут согнуться суставы, имеющие резко выраженный углообразный характер,— *лопатно-плечевой, локтевой и путовые* в основных пальцах.

Однако прогибанию *путовых суставов* основных пальцев препятствуют боковые пальцы, которые, имея волярное положение, при этом противопоставляются основным (рис. 2). Они, раздвигаясь, удерживаются между собой и с основными пальцами при помощи целой системы сильно развитых связок (рис. 2 и 3). Прогибанию путовых суставов препятствуют также сухожильные образования, лежащие на задней поверхности пястных костей и скелета пальцев.

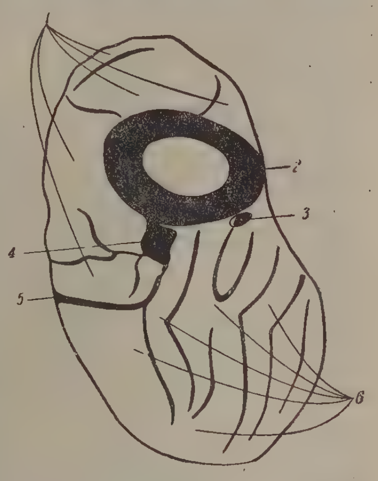


Рис. 4. Поперечный распил средней части подплечья самки ростом в 180 см

1 — разгибатели запястья и пальцев, *2* — лучевая кость, *3* — артерия, *4* — локтевая кость, *5* — один из мощных листков глубокой фасции между мускулами — разгибателями и сгибателями, *6* — сгибатели запястья и пальцев с их крупными сухожильными прослойками

Эти сухожилия образуют глубоко лежащий тяж, перекидывающийся через путовые суставы (рис. 1, *9*). Тяж образован несколькими связками — межкостным мускулом и серией нижних связок сесамовидных костей. *Межкостный мускул* представляет собой целиком сухожилие, которое располагается в пястном желобе. На нижнем конце этот видоизмененный мускул расщепляется на три ножки, каждая из которых, в свою очередь разделяясь, закрепляется на двух соседних сесамовидных костях (рис. 3, *3*).

В серию нижних связок сесамовидных костей включаются такие, как межкостные связки (рис. 3, *1*) крестовидные (рис. 3, *2*), волярные (рис. 3, *4*), а также межпальцевая крестовидная связка сесамовидных костей (рис. 3, *5*). Этот сложный специализированный сухожильный тяж, включающий сесамовидные кости, совместно с боковыми пальцами, достаточен не только для того, чтобы препятствовать чрезмерному прогибанию путовых суставов при стоянии, но и для того, чтобы выдерживать тяжесть всего тела при приземлении животного после прыжка.

Фиксация главных пальцев при разогнутых суставах и в разведенном состоянии обеспечивается особыми пучками сухожильных волокон от межкостного мускула к конечным участкам сухожилий особых разгибателей

четвертого и третьего пальцев (рис. 2, *12, 14*). Последние в соответствующих пальцах закрепляются своими конечными сухожилиями на переднебоковых поверхностях верхних концов вторых фаланг.

Плечевой, локтевой и запястный суставы связаны друг с другом через сухожильные образования в двуглавом мускуле плеча и лучевом разгибателе запястья. Двуглавый мускул, простираясь от лопатки, ее бугра и коракоидного отростка на лучевую кость, пронизан крепкими пластичными сухожилиями. Последние в области нижнего конца мускула формируют крепкий сухожильный тяж, который разветвляется на две — внутреннюю и наружную — ножки (рис. 1, *4*). Верхняя сухожильная ножка, являясь конечным сухожилием мускула, закрепляется на бугре луча, а наружная ножка соединяется с сухожильными прослойками в лучевом разгибателе запястья. Конечное сухожилие лучевого разгибателя запястья перебрасывается через запястный сустав и закрепляется на специальной шероховатости основной пястной кости (рис. 1, *5*). Таким образом, своеобразные сухожильные образования в указанных двух мускулах у лосей ставят в функциональную зависимость перечисленные три сустава. Сгибание, например, плечелопаточного сустава возможно только при одновременном сгибании локтевого сустава, а если локтевой сустав неподвижен, то неподвижным оказывается плечелопаточный, и с ним вместе становится неподвижным запястный сустав.

Запястный сустав не имеет углообразного сочетания костей, поэтому важно, чтобы при отдыхе стоя были фиксированы плечевой и локтевой суставы.

Локтевой сустав фиксируется глубоким и поверхностным пальцевыми сгибателями. Его фиксация теснейшим образом связана с разгибанием путовых суставов.

Глубокий пальцевый сгибатель имеет четыре головки — две плечевые, лучевую и локтевую. Плечевые головки берут начало на сгибательном надмыщелке плечевой кости. Они пронизаны пластинчатыми сухожильными прослойками, так же как и лучевая головка, начинающаяся на луче. Локтевая головка начинается на внутренней поверхности локтевого отростка одноименной кости; она представляет собой почти сплошь сухожильный тяж. Сухожильные образования головок мускула формируют общее, довольно длинное сухожилие, которое располагается на задней поверхности пясти и у ее конца делится на две конечные ветви, закрепляющиеся на копытцевых костях основных пальцев (рис. 1, *8*).

Поверхностный пальцевый сгибатель (рис. 1, 7) состоит из двух головок — поверхностной и глубокой. Они также пронизаны пластинчатыми сухожильными прослойками и, кроме того, сращены у своего начала — сгибательного надмыщелка плеча. Конечное сухожилие мускула при помощи плотной соединительной ткани связано с запястным сухожильным влагалищем и медиальной связкой добавочной кости. У нижнего конца пясти сухожилие мускула расщепляется на две конечные ветви. Последние расширяются трубкообразно и пропускают через себя конечные сухожильные ветви глубокого пальцевого сгибателя. Заканчивается мускул на венечных костях четвертого и третьего пальцев.

Наличие указываемых сухожильных образований в двух пальцевых сгибателях взаимосвязывает локтевой сустав с путовыми суставами основных пальцев. При разогнутых путовых суставах через сухожильные образования в этих двух мускулах фиксируется локтевой сустав. В фиксации локтевого сустава принимают также участие подобные упоминаемым сухожильные образования в мускулах, сгибающих запястный сустав,— в лучевом, локтевом сгибателях и локтевом разгибателе запястья.

Таким образом, лоси при стоянии, перенося основной вес тела на передние конечности, могут опираться на них без всякого напряжения мышц.

Мускулы задней конечности

Путовые суставы и в целом пальцы на задних конечностях фиксируются так же, как на передних, т. е. и тут есть межкостный мускул с серией нижних связок сесамовидных костей (рис. 1, *16*), есть и сухожильные пучки от межкостного мускула к сухожилиям особых разгибателей третьего и четвертого пальцев (рис. 1, *2*).

Однако, как отмечалось ранее, боковые пальцы на задних конечностях висячие. В силу этого здесь, при перенесении всего веса тела на задние конечности — например при ударе передними копытами или при прыжке — одного межкостного мускула, повидимому, недостаточно. Он подкрепляется сухожильным образованием в глубоком и поверхностном пальцевых сгибателях, которые составляют в конечности, соответственно своему положению, как бы средний и поверхностный тяжи, если, конечно, принимать межкостный мускул с серией нижних связок сесамовидных костей за глубокий сухожильный тяж (рис. 1, *15, 13*).

Глубокий пальцевый сгибатель состоит из трех головок — латеральной глубокой, латеральной поверхностной и медиальной.

Латеральная глубокая головка мускула — самая большая. Она начинается не только мясисто, но и сухожильно на плантарной поверхности верхнего конца большой берцовой кости и на ее наружном мыщелке. В нижней трети голени головка переходит в конечное сухожилие, к нему присоединяется сухожилие от латеральной поверхностной головки. Последняя имеет веретенообразную форму, начинается на задней поверхности наружного мыщелка большой берцовой кости. Общее сухожилие двух головок огибает скакательный сустав по плантарной поверхности держателя таранной кости, спускается на плюсну, делится у путовых суставов на две ветви, которые простираются до копытцевых костей третьего и четвертого пальцев.

Медиальная головка — самая тонкая. Начинается она в подколенной вырезке большой берцовой кости и уже на середине голени переходит в тонкое сухожилие, которое самостоятельно огибает скакательный сустав и на плюсне сливается с общим сухожилием двух первых головок.

Мускул, в силу своих точек прикрепления, может взаимосвязывать деятельность путовых суставов со скакательным. Так, при разогнутых путовых суставах сухожильный тяж, образуемый мускулом, натягивается и приводит к разогнутому состоянию скакательный сустав.

Поверхностный пальцевый сгибатель (рис. 1, *13*) начинается в плантарной ямке бедренной кости. В нижней трети голени он переходит в круглое сухожилие, с которым в тесной связи находятся сухожильные прослойки брюшка. Над пяточным бугром конечное сухожилие расширяется и прикрепляется на боковых его поверхностях; далее оно простирается по плюсне, делится на две ветви, каждая из которых перекидывается через соответствующий путовой сустав в основных пальцах. Ветви, пропуская сухожилия глубокого пальцевого сгибателя, оканчиваются на вторых фалангах третьего и четвертого пальцев.

За счет соединительнотканных образований и дополнительной сухожильной связи с пяточным бугром мускул не только предупреждает чрезмерное прогибание путовых суставов в основных пальцах, но и взаимосвязывает эти суставы с коленным суставом. Так, при согнутых путовых суставах разогнутым оказывается коленный, а с ним вместе и скакательный.

Скакательный и коленный суставы связаны в работе друг с другом не только за счет поверхностного пальцевого сгибателя, но также при помощи малоберцового третьего мускула (рис. 1, *11*). Последний представляет собой сплошной сухожильный тяж, который начинается в разгибательной ямке на наружном мыщелке бедра.

Оканчивается он тремя ножками — на верхнем конце основной плюсневой кости, на центральной и третьей костях скакательного сустава.

Малоберцовый мускул располагается на передней поверхности, а поверхностный пальцевый сгибатель — на задней. Но оба они, в силу своих точек закрепления, связывают коленный и скакательный суставы. Животному достаточно фиксировать коленный сустав, как оказывается неподвижным и скакательный. Их дополняет сильно сухожильный трехглавый мускул голени (рис. 1, *14*), закрепляющийся основными головками около плантарной ямки бедренной кости и другим концом — на пяточном бугре.

Запирающим механизмом к о л е н н о г о с у с т а в а является коленная чашка, удерживаемая на утолщенном конце внутреннего блока небольшим усилием одной из головок четырехглавого мускула бедра.

При длительном стоянии лоси, как лошади, переминаются с ноги на ногу, используя три конечности — пару передних, которые не сменяются, и одну заднюю — то правую, то левую.

V. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании сравнительно-анатомического исследования мы можем сказать, что в процессе исторического развития, в связи со специализацией лосей как лесных оленей, в их скелете, связках и мускулах произошли очень существенные изменения.

Череп стал исключительно длинным, массивным и специализированным, как у животного древесноядного.

Шейный отдел позвоночника в процессе развития отставал от роста скелета головы и остался сравнительно коротким, но крепким, с сильно развитыми отростками на всех позвонках.

В грудном отделе, в связи с тяжелой головой, исключительного развития достигли остистые отростки, за счет которых сформировался высокий длинный остов холки. Грудная клетка обрела большую глубину.

Поясничный отдел, как и шейный, остался укороченным. Он образовал широкий и крепкий остов.

Крестец, в связи с сильным развитием бедренной мускулатуры, изменением характера движения на быстрых аллюрах, т. е. в связи с переходом от галопа на рысь, исключительно вытянулся.

Хвостовой отдел, как у специализированного лесного животного, уменьшился за счет прирастания позвонков этого отдела к крестцу и за счет исчезновения последних. В этом отделе у лосей — в сравнении со всеми другими современными оленями — меньше всего позвонков.

Лопатка приобрела длину в соответствии с глубиной груди; при этом она стала сравнительно широкой.

Плечевая кость находится в таком сочетании с лопаткой, при котором образуемый ими угол соответствует требованиям, предъявляемым к скелету конечностей животных, способных продолжительное время находиться на ногах.

Кости предплечья срослись. Образуемый ими и плечевой костью сустав стал строго одноостным. Луч сильно вырос в длину. Вырос в длину и расширился локтевой бугор.

Исключительно длинными стали основные кости пясти и плюсны (третья и четвертая) и скелеты основных пальцев. Хорошо сохранились боковые пястные кости (вторая и пятая) и скелеты боковых пальцев на передних конечностях. В последних имеются все суставы, которые можно рассматривать как двуостные. Таз, как и крестец, сильно вытянулся. Подвздошная и седалищная кости расширились в области основных бугров.

Возросла длина бедренных и больших берцовых костей. В связи с возросшей длиной скелетов конечностей в целом туловище стало относительно коротким. При высоких и сильных конечностях индекс формата тела у лосей $\left(\frac{\text{длина туловища} \times 100}{\text{высота в холке}}\right)$ равен всего 80—84.

Своеобразной формой костяка, или — иначе — специализированным типом телосложения, обусловливается своеобразие в аллюрах — резвая размашистая рысь, податливый шаг, при котором след задних конечностей перекрывает след передних. Вследствие длинных пястных костей и скелета основных пальцев шаг лосей высокий, что также чрезвычайно важно при ходьбе по кочкарниковым болотам, топям, бурелому и глубокому снегу.

Специализация и развившийся тип телосложения привели к тому, что лоси могут стоять подолгу и совершенно неподвижно. Отстаивающихся и спящих на ногах лосей часто можно встретить осенью и весной на пригревах солнца. Зимой, во время больших морозов, особенно с ветром, они, прижавшись друг к другу, сутками простаивают в мелких, густых зарослях сосняка.

В благоприятную пору днем, после кормежки, когда лоси обычно бывают сыты, многие из них лежат. Вспугнутые лоси вскакивают с лежек хотя и быстро, но не сразу, а в несколько приемов. Они, как домашние коровы, вначале встают на задние ноги, затем делают толчок передними конечностями, подогнутыми под себя, и только потом выбрасывают их вперед и разгибают суставы. Стало быть, лоси, при длинных ногах, встают с некоторым затруднением, на преодоление которого требуется не только усилие, но и время. Все эти обстоятельства иногда могут иметь решающее значение и при спасении жизни от грозящей опасности. Поэтому там, где имеет место опасность, лоси ложатся при соблюдении известных предосторожностей — при наличии сторожевика, или головой в сторону своего следа на открытых просматриваемых местах, либо в чаще, через которую нельзя пройти, не вызвав шума.

Способность лосей отдыхать стоя и даже стоя спать связана с особенностями не только их скелета, но и связок и мышц, т. е. всей опорно-двигательной системы.

Среди связок колоссального развития достигает затылочно-остистая, надежно выполняющая функцию держателя головы и шеи.

На пястных костях и пальцах лосей формируется целая серия связок, предохраняющая путовые суставы от переразгибания (рис. 2 и 3).

Во многих мускулах конечностей развились крепкие соединительнотканные прослойки. В некоторых мускулах эти прослойки срослись между собой, образовали сухожильные тяжи, взаимосвязывающие деятельность двух и даже трех суставов. Часть мускулов целиком превратилась в связки. Все эти изменения позволяют исключать напряжение мышц.

При длительном стоянии лоси опираются на три конечности — пару передних, которые при этом не сменяются, и одну заднюю — то правую, то левую.

Таких особенностей, позволяющих отдыхать и спать стоя, у других оленей нет. Исключение, повидимому, составляют еще северные олени.

Таким образом, лоси, наряду с высокими показателями продуктивности, отличаются еще изумительной выносливостью.

Литература

Акаевский А. И., 1939. Анатомия северного оленя, изд. Севморпути.

Ковалевский В. О., 1948. Палеонтология лошадей, Изд-во АН СССР.

Лихачев А. И., 1945. Сравнительно-краниологические исследования оленей Сибири, Сб. тез. докл. конференции Зап.-Сибирск. филиала АН СССР.— 1946. Система органов дыхания некоторых современных форм оленей, Труды НСХИ.— 1946а. Материалы к изучению системы органов пищеварения оленей, там же.— 1948. Анатомические особенности сибирской косули в связи с экологическими условиями среды обитания, Сб. тез. докл. анатомов МВО, М.—1947. Мимическая и жевательная мускулатура у оленей, Сб. тез. докл. науч. конференции НСХИ.— 1947а. Осевой скелет и скелет конечностей оленей, там же.— 1949. Пятнистые олени и их акклиматизация в Горно-Алтайской области, Каракулеводство и звероводство.— 1950. Рога оленей, Сб. тез. докл. науч. конференции НСХИ.— 1952. Методы и пути вегетативного сближения и отдаленной гибридизации в животноводстве, Тр. III науч. конференции Томск. гос. ун-та.— 1953. Процесс размножения и эмбриональное развитие

лосей, Тр. IV науч. конференции Томск. гос. ун-та.— 1954. Молочные железы у лосей и их продуктивность в связи с ростом и развитием молодняка, Сб. тез. докл. VII науч. конференции НСХИ.
Попов С. П., 1939. Приручение и использование лосей для транспорта, Тр. И-та полярн. животноводства.— 1939а. Новый опыт вьючного и верхового седла для лосей, там же.
Розет Е. П., 1950. Мясо лосей и отличие его от мяса других животных, Тр. Ленингр. ин-та усовершенствования ветврачей.
Строганов С. У., 1949. Определитель млекопитающих Карелии, Петрозаводск.
Шубин, 1951. Лось в упряжке, Наука и жизнь, 4.
Юргенсон П. Б., 1953. Научная лаборатория в тайге, Природа, № 8.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ К СРАВНИТЕЛЬНОЙ АНАТОМИИ ВНУТРИОРГАННЫХ АРТЕРИЙ ДИАФРАГМЫ

И. Н. ПРЕОБРАЖЕНСКАЯ

Кафедра нормальной анатомии 1-го Ленинградского медицинского института им. акад. И. П. Павлова

Сравнение сосудистого русла диафрагмы животных и человека, в частности отличающегося от животных вертикальным положением тела, имеет большой интерес с точки зрения функциональной морфологии.

По предложению М.Г. Привеса, мы поставили своей задачей изучение внутридиафрагмальных артерий человека не только в специальном (этому посвящена наша диссертация,— Преображенская, 1951), но и в сравнительно-анатомическом аспекте.

Специальным исследованием анатомии внутридиафрагмальных артерий человека занимался только М. М. Тростанецкий (1948, 1949). На анастомозы внутри диафрагмы человека мы встречаем указание в работе В. В. Колесникова (1936). Об этих же анастомозах пишет и Б. А. Долго-Сабуров (1946). Все остальные работы по внутриорганным артериям диафрагмы связаны полностью или в большей своей части с изучением артериального русла диафрагмы животных (Любомудров, 1938; H. Spalteholz, 1888; Гонтарь, 1949; Всеволодов, 1947; Малаев, 1949).

Материалом для изучения внутриорганных сосудов диафрагмы в нашей работе послужили 100 препаратов диафрагмы позвоночных животных, а также 53 препарата диафрагмы человека в возрасте от 4 месяцев утробной жизни до 53 лет. Позвоночные животные распределялись следующим образом: из земноводных — лягушка травяная — 11 экз.; из пресмыкающихся — уж обыкновенный — 24 экз., черепаха наземная — , ящерица луговая — 8; из птиц: кура домашняя — 4 экз., галка — 1, ворона серая — , большой пестрый дятел — 1, сизый голубь — 1; из млекопитающих: мышь домовая — 1 экз., крыса серая — 6, белка обыкновенная — 2, кролик — 10, летучая мышь — , еж обыкновенный — 2, кошка домашняя — 5, собака — 9, енотовидная собака — 2, лисица — 2, свинья домашняя — 5, макак — 5 экз.

Методика исследования заключалась в сочетании метода инъекции артериальной системы (по М. Г. Привесу) с методом препарирования диафрагмы и ее рентгенографией. Полученные рентгенограммы подвергались анализу, измерениям и лучшие из них — фотографированию.

Анализируя полученные нами данные, мы должны отметить связь кровоснабжения диафрагмы с ее строением, функцией и развитием.

Как известно из литературных материалов, диафрагма у а м ф и б и й (лягушек, в частности) представлена в виде тонкой соединительнотканной пластинки, расположенной между сердцем и печенью. В диафрагму амфибий (рис. 1,*а*) входят немногочисленные артерии (один-два сосуда), незначительные по диаметру (0,1—0,2 мм), направление которых дорсо-вентральное. Распределяются эти сосуды своими ветвями в разных отделах органа. Сравнительно малую степень васкуляризации диафрагмы амфибий можно объяснить ее соединительнотканным строением и той малой ролью, которую она играет в жизнедеятельности организма, являясь зачаточной, пассивной перегородкой, лишь частично отделяющей грудную полость от брюшной. В связи с неполным переходом к наземной жизни амфибии обладают трехкамерным сердцем, а в личиночном состоянии для них характерен и жаберный тип дыхания. Поэтому их диафрагма не является мышеч-

ным органом, не принимает участия в акте дыхания и кровообращения. Примитивная же функция и простое строение грудобрюшной преграды земноводных не требуют обильного кровоснабжения.

Диафрагма пресмыкающихся, также соединительнотканная по своему строению и не принимающая активного участия в процессе дыхания, получает питание из одной (у ящерицы, рис. 1,*б*) или из нескольких (у черепахи и змеи) артериальных групп. Диаметр сосудов колеблется в пределах 0,03—0,2 мм. Все они, так же как в диафрагме амфибий, равномерно распределяются в ткани органа, что связано с однородностью его строения во всех частях. Большое количество артерий, питающих диафрагму рептилий (сравнительно с амфибиями), можно поставить в связь с тем, что полный переход к наземному существованию приводит к развитию легочного типа дыхания и обусловливает необходимость полного разделения грудной и брюшной полостей. Они разделяются при помощи диафрагмы, которая хотя и не является еще мышечным органом, но получает уже большее, чем у амфибий, количество артериальных сосудов.

У птиц артерии диафрагмы, диаметром 0,05—0,7 мм, распределяются тремя-четырьмя группами, входящими в орган с разных сторон (рис. 1,*в*). При этом у всех исследованных представителей данного класса преобладающей является дорсальная группа сосудов. Все участки соединительнотканной диафрагмы птиц получают примерно одинаковое количество артерий. Следует отметить извилистость хода сосудов и большее количество анастомозов в веществе диафрагмы птиц по сравнению с артериями диафрагмы нижестоящих классов. Эти особенности в кровоснабжении диафрагмы, так же как и больший, сравнительно с представителями предыдущих классов, диаметр питающих грудобрюшную преграду сосудов, обеспечивают более обильное питание органа. Они соответствуют более высокой общей организации птиц по сравнению с рептилиями.

Таким образом, кровоснабжение диафрагмы, построенной из соединительной ткани, характеризуется у всех исследованных представителей трех классов позвоночных животных (имеющих диафрагму) некоторыми общими чертами: небольшим количеством питающих сосудов, их малым диаметром и более или менее равномерным распределением внутриорганных сосудов в различных участках органа. Все это объясняется тем, что диафрагма имеет однородное и простое строение и сравнительно простую функцию, не предъявляющую больших требований к артериальной системе.

У высших позвоночных животных — у млекопитающих — идет процесс мускулизации диафрагмы. В связи с изменением строения грудобрюшной преграды, функционирующей как мышечный орган и принимающей активное участие в акте дыхания и в процессе кровообращения, изменяется и характер ее артериального русла, так как обмен веществ в мышечной ткани более высок, чем в соединительной, и требует лучшего кровоснабжения.

У млекопитающих, принадлежащих к разным отрядам и ведущих различный образ жизни, артерии диафрагмы имеют свои характерные отличия. Это связано, повидимому, с различными типами дыхания разных животных и с различной степенью участия m. phrenicus в дыхательном акте.

Диафрагма грызунов (рис. 1,*г*) получает питание из трех-четырех групп артерий, диаметром 0,05—0,7 мм. Все они направляются от периферии органа к сухожильному центру и распределяются в основном в мышечных участках диафрагмы, еще уступающих по величине сухожильному ее центру. В большинстве случаев (у крыс, мышей и кроликов) преобладающими являются боковые группы сосудов, входящие в орган в большом числе (32—35 сосудов у кроликов). И несмотря на то, что дорсальные артерии больше по диаметру, главную роль в васкуляризации диафрагмы указанных грызунов имеют боковые группы сосудов. Что же касается диафрагмы белки, то среди ее артерий преобладает дорсальная группа. Такую

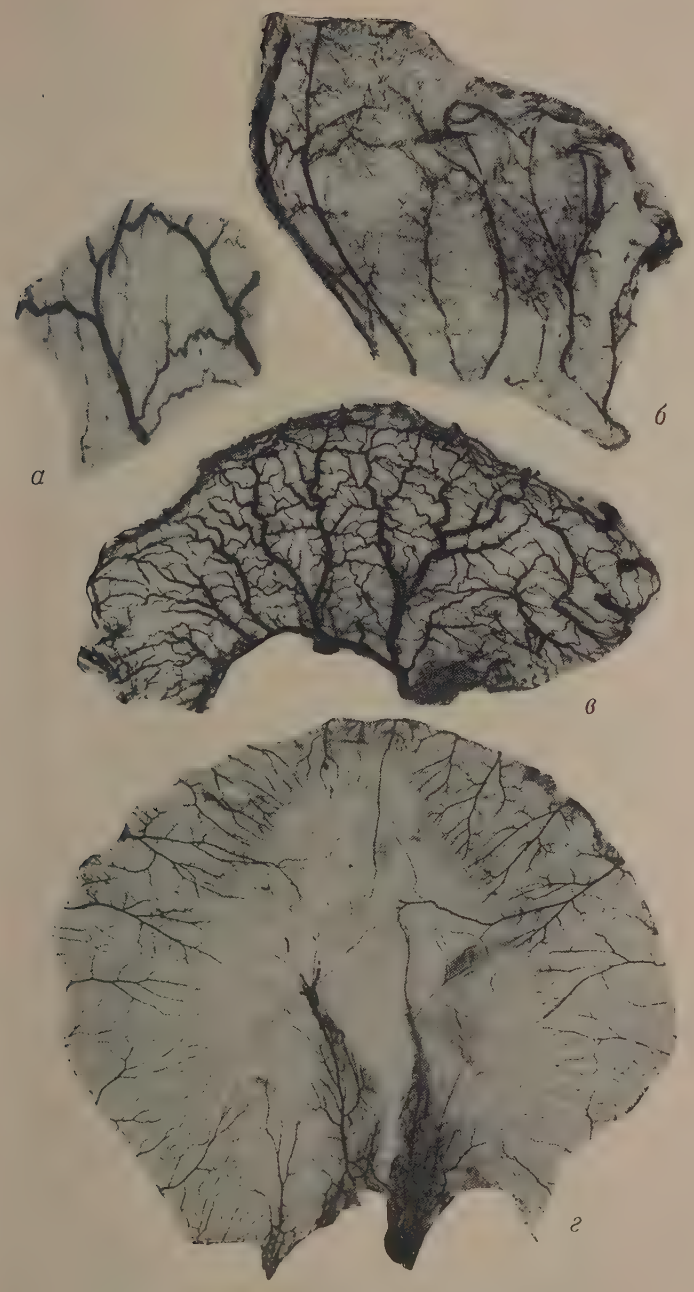


Рис. 1. Артерии диафрагмы позвоночных животных
а — лягушки, *б* — ящерицы, *в* — курицы, *г* — кролика

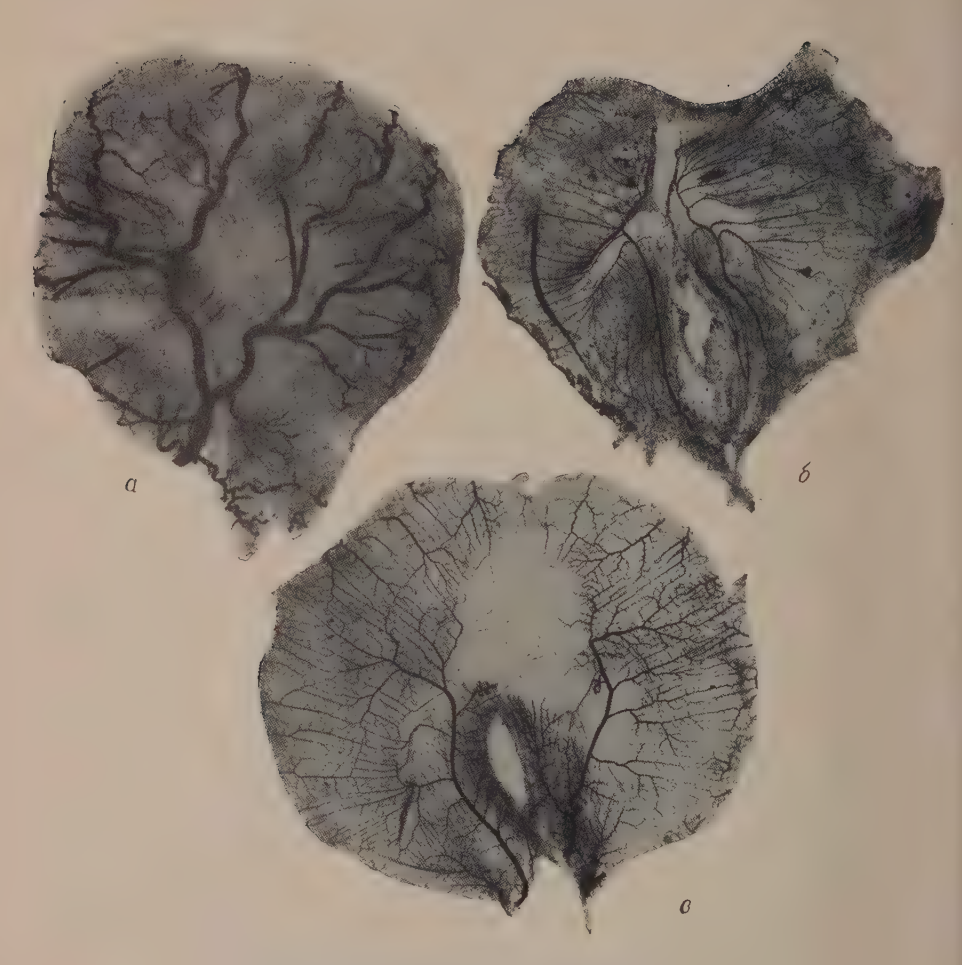


Рис. 2. Артерии диафрагмы позвоночных животных

а — летучей мыши, *б* — ежа, *в* — собаки

а *б*

Рис. 3. Артерии диафрагмы позвоночных животных

а — лисицы, *б* — свиньи



Рис. 4. Артерии диафрагмы макака (*а*) и человека (новорожденного) (*б*)

разницу в характере васкуляризации диафрагмы белки, по сравнению с другими грызунами, можно связать с тем, что у белки больше, чем у других грызунов, развита дорсальная часть диафрагмы, больше выражено ее мышечное строение. У других грызунов (например, у кролика) дорсальный отдел диафрагмы не отличается значительным развитием, уступая в этом отношении вентрально-боковым отделам. Этому соответствует и большое развитие боковых артериальных групп.

Диафрагма летучей мыши (рис. 2,*а*) получает в числе других один сравнительно крупный артериальный сосуд (диаметр — 1,5 мм), входящий у дорсального ее края и разветвляющийся во всех отделах диафрагмы. Летучая мышь отличается от других млекопитающих способностью к полету и тем, что при полете она издает звуки. Это обстоятельство не может не влиять на особое развитие диафрагмы и ее сосудов. Возможно, что с этим связано развитие крупного артериального ствола и общее усиление сосудов, обеспечивающих грудобрюшную преграду достаточным количеством крови.

Значительные отличия, по сравнению с другими млекопитающими, имеет и артериальное русло диафрагмы насекомоядных (ежей). Их грудобрюшная преграда (рис. 2, *б*) характеризуется резким преобладанием мышечной части. Ветви артерий в соответствии с этим распределяются в основном в мышечных участках. Диаметр артериальных сосудов, входящих в диафрагму ежей, колеблется в пределах 0,2—0,8 мм. Входят эти сосуды тремя группами, причем преобладающее значение имеет дорсальная группа артерий, отдающая большее, чем у других млекопитающих, количество довольно крупных по диаметру артерий в периферические (т. е. мышечные) участки диафрагмы. Эта особенность васкуляризации диафрагмы ежей становится понятной, если учесть и большую степень развития самих мышечных отделов их диафрагмы, что связано в свою очередь с выраженным брюшным типом дыхания.

Что касается артерий диафрагмы плотоядных, то их диаметр достигает 1 мм. Все сосуды образуют четыре группы, проникающие в вещество диафрагмы со всех сторон. Чаще всего эти группы в равной степени участвуют в васкуляризации мышцы и только иногда (у части исследованных собак) можно выделить дорсальную группу сосудов как основную. Характерно, что вентральные и дорсальные артерии диафрагмы плотоядных животных соединяются между собой тонкими и длинными анастомозами, что не свойственно диафрагме других млекопитающих. Большое количество сосудов и наличие анастомозов, особенно ярко выраженных между противолежащими группами артерий (вентральной и дорсальной), обеспечивают богатую васкуляризацию диафрагмы хищных, что, повидимому, соответствует ее функции как дыхательной мышцы в связи с брюшным типом дыхания этого отряда млекопитающих. Значительная функциональная нагрузка, возможно, обусловливает равномерное распределение крови во всех мышечных отделах диафрагмы и соответственное распределение в ней артериальных сосудов (рис. 2,*в* и 3,*а*).

Диафрагма свиньи отличается хорошо развитой толстой мышечной частью, получающей в связи с этим и большое количество артериальных сосудов (больше 30 артерий), диаметром 0,05—1 мм (рис. 3,*б*). Все артерии входят в диафрагму свиньи с разных сторон; вентрально-боковая группа сосудов вётвится в большей части мышцы. Характерной особенностью является густота расположения артериальных сосудов в мышечных участках и большое количество анастомозов между ними. Это вполне соответствует сильному развитию мышечной части, требующей для своего питания большого количества артерий. Сухожильный же центр, в соответствии с меньшей функциональной нагрузкой и более низким уровнем обмена веществ, получает и меньшее количество артериальных сосудов.

Наконец, диафрагма обезьяны (макака), как представителя высшего отряда млекопитающих — приматов, васкуляризируется из четырех

артериальных групп (рис. 4,*а*), входящих в нее в различных отделах. Диаметр артерий колеблется в пределах 0,3—1 мм. При этом дорсальные артерии ветвятся в большей части органа, что отличает артериальное русло диафрагмы макака от артерий диафрагмы большинства ниже организованных животных и приближает картину его кровообращения к таковой у человека.

Для всех млекопитающих характерно, что с появлением мышечных пучков и делением органа на мышечную и сухожильную части намечается и разница в васкуляризации этих отделов. В мышечной части сосудов больше, чем в сухожильной, что связано с функцией сократимости, свойственной мышечным отделам органа, и с более высоким уровнем процессов обмена веществ в них. Кроме того, в частях органа, построенных из мышечной ткани, наблюдается параллелизм в расположении мышечных пучков и крупных артериальных сосудов, а также большое количество анастомозов между ветвями разных сосудов. У большинства животных сосуды мышечных отделов органа отличаются и извилистостью своего хода.

Эти черты кровоснабжения диафрагмы — общие для всех млекопитающих — характерны и для васкуляризации ее у человека. Но, как было видно из сравнения артерий диафрагмы разных представителей одного и того же класса (млекопитающих), они имеют и значительные отличия, которые объясняются различным образом жизни, различным характером дыхания и разной степенью участия диафрагмы в дыхательном акте.

У человека диафрагма является, как у высших позвоночных животных, важнейшей дыхательной мышцей, необходимой и для процесса кровообращения. Она сокращается и расслабляется без перерыва, в течение всей жизни человека. Но свою работу диафрагма человека совершает при ином положении его тела — вертикальном и при иной форме грудной клетки, у которой преобладающим размером является поперечный. Функция диафрагмы (как и всякого другого органа) определяет ее строение и архитектонику ее сосудистого русла. Учитывая функциональное значение грудобрюшной преграды человека, можно понять обильность васкуляризации диафрагмы, получающей питание у взрослого человека, по нашим данным, из 20 артерий диаметром 0,4—2,5 мм.

Мы не останавливаемся подробно на источниках питания и их распределении внутри диафрагмы человека — этому посвящена специальная работа (Преображенская, 1951). Здесь необходимо подчеркнуть лишь некоторые особенности кровоснабжения диафрагмы человека. Каждый отдел диафрагмы получает питание из различных источников, соответствующих месту первоначальной его закладки. Преобладающими являются при этом нижние диафрагмальные артерии. В то же время артериальное русло ни одного из отделов мышцы не является изолированным от артерий других ее частей, ибо артерии диафрагмы широко анастомозируют между собой (рис. 4,*б*). Густые анастомозы соединяют сосуды и одного и того же отдела диафрагмы, и разных ее участков. Соединяются между собой и артерии правой и левой половины органа. Все это обеспечивает бесперебойное кровоснабжение такого важного органа, как диафрагма, и большое количество коллатеральных путей в ее веществе. Сухожильный центр отличается меньшим количеством артерий по сравнению с мышечными частями диафрагмы, хотя и его нельзя считать малососудистой зоной. В отделах диафрагмы, построенных из мышечной ткани, артерии, соединенные поперечными, косыми и дугообразными анастомозами, направляются параллельно ходу мышечных пучков (продольно — в большей части мышцы, циркулярно — вокруг пищеводного отверстия и т. д.), которые можно считать поэтому ориентиром для хода сосудов.

Форма ветвления артерий внутри диафрагмы — преимущественно магистральная.

При сравнении внутриорганных артерий диафрагмы человека и четвероногих животных можно отметить не только черты сходства (на кото-

рые уже указывалось), но и некоторые отличия. Они выражаются в том, что только диафрагма человека и наиболее близко к нему стоящего млекопитающего животного — обезьяны имеет развитые в большей степени, чем у других животных, стволы нижних диафрагмальных артерий, обеспечивающих своими ветвями большую часть всех отделов органа. У четвероногих же животных эти артерии в большинстве случаев или слабо выражены (кролик, свинья), или распределяются в диафрагме в такой же степени, как и другие питающие ее сосуды (плотоядные).

Такое преобладание a. phrenica inf. в диафрагме человека связано, как нам представляется, с вертикальным положением его тела, что, повидимому, способствует развитию этих сосудов.

Только с переходом к вертикальному положению тела диафрагма занимает иное, чем у животных,— горизонтальное положение, а в связи с увеличением поперечного размера грудной клетки (которая у человека шире, чем даже у обезьяны) увеличивается и ширина самой диафрагмы. Это приводит к необходимости большей васкуляризации, поэтому в диафрагме человека отмечается и большое количество артериальных сосудов.

ВЫВОДЫ

1. Внутриорганные артерии диафрагмы значительно изменяются в процессе эволюции позвоночных. Эти изменения имеют прогрессивный характер и соответствуют развитию, строению и функции самой диафрагмы.

2. В васкуляризации диафрагмы млекопитающих животных, принадлежащих к разным классам и отрядам, отмечаются различия, связанные с разным строением и различным участием диафрагмы в дыхательном акте.

3. В васкуляризации диафрагмы человека и четвероногих животных отмечаются не только черты сходства, но и различия, обусловленные переходом тела человека в вертикальное положение.

Литература

Всеволодов Г. Ф., 1947. О взаимоотношениях артерий диафрагмы кошки в норме и в случае диафрагмальной грыжи, Сб. тр., посв. 50-летней деятельности В. Н. Тонкова.
Гонтарь Е. И., 1949. Некоторые данные об артериальном кровоснабжении диафрагмы. Тр. Томск. мед. ин-та, т. XVI.
Долго-Сабуров Б. А., 1946. Анастомозы артерий и вен человека, Л.
Колесников В. В., 1936. К учению о коллатеральном кровообращении. О значении длинных окольных путей, Арх. анат., гистол. и эмбриол., т. XV, вып. 3.
Любомудров А. П., 1938. Кровоснабжение диафрагмы у собаки, Арх. анат., гистол., и эмбриол., т. XVIII, вып. 2.
Малаев А. Г., 1949. Морфологические особенности хода и разветвлений диафрагмальных артерий у человека, Русск. реф. тр. Ин-та эксперимент. морфол. АНГрузинск. ССР, II.
Преображенская И. Н., 1951. Артерии и вены диафрагмы (дисс.), Л.
Простанецкий М. М., 1948. Кровоснабжение диафрагмы, Тез. докл. 1 Укр. конференции анат., гистол. и эмбриол., Харьков.— 1949. Материалы к проблеме возрастной анатомии, Тез. докл. V Всесоюз. съезда анат., гистол. и эмбриол., Л.
Spalteholz H., 1888. Arterien des Mascels, Leipzig.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

О ЗИМНЕМ РАЗМНОЖЕНИИ УЗКОЧЕРЕПНЫХ ПОЛЕВОК В КУРГАНСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Л. П. НИКИФОРОВ

Институт географии АН СССР

Большинству видов грызунов, населяющих лесостепь нашей страны (как восточноевропейскую, так и западносибирскую), свойственна сезонность размножения, связанная с периодическими изменениями условий жизненной среды. Осенью, с наступлением холодов, прекращением вегетации основных кормовых растений и выпадением снега, размножение обычно прекращается, с тем чтобы возобновиться весной[1]. Лишь у некоторых видов, преимущественно в годы с сочетанием особо благоприятных условий существования, наблюдались случаи зимнего размножения. Известно, например, что зимою 1941 г. в Татарии значительная часть (около 40%) обыкновенных полевок (Microtus arvalis Pall.) принимала участие в размножении (Попов, 1947). Подобные факты отмечались и для других районов (Наумов, 1948; Формозов, 1946; Кулик, 1951; Кучерук и Рубина, 1953); почти все они относятся к обыкновенной полевке, экология которой изучена наиболее детально. В преобладающем большинстве случаев размножались зверьки, жившие в стогах, скирдах и ометах, тогда как для естественных открытых стаций это явление отмечалось крайне редко.

Одним из самых многочисленных видов грызунов, населяющих лесостепь Западной Сибири, является стадная, или узкочерепная, полевка [Microtus (Stenocranius) gregalis Pall.]. В отдельные годы плотность ее населения была настолько велика, что на 1 га насчитывалось до 25—34 тыс. выходов из нор (Федюшин, 1946). В эти годы особенно сильно ощущается вред, который приносят узкочерепные полевки лугам и посевам своей роющей деятельностью и уничтожением ценных кормовых и культурных растений. Кроме того, эта полевка имеет большое эпизоотологическое значение. Являясь основным носителем преимагинальных стадий (личинок и нимф) клещей рода Dermacentor, она служит хранителем и распространителем пироплазмоза лошадей (Федюшин, 1946). Этот зверек признан наиболее вероятным природным резервуаром весенне-осенней лихорадки (Федюшин, 1948) и важным звеном в хранении и передаче туляремии (Формозов, 1947). Поэтому изучение вопросов, связанных с размножением стадных полевок, имеет большое значение. Без детального знания особенностей размножения, условий и факторов, регулирующих численность зверьков в природе, невозможна организация научно обоснованной эффективной борьбы с этим вредителем.

Одной из самых малоизученных сторон биологии узкочерепных полевок является их зимний образ жизни. В связи с тем, что о зимнем размножении этого грызуна до сих пор ничего не было известно, период этот при оценке нарастания численности зверьков почти не учитывался (Климов,

---

[1] Это не относится к крысам и домовой мыши, жизнь которых тесно связана с жильем человека.

930; Ченцова, 1949). Указывалось лишь значение тяжелых зимних условий как факторов гибели.

Изучая экологию млекопитающих западносибирской лесостепи зимой 953 г. в центре Тоболо-Ишимского водораздела (Макушинский район урганской области), мы столкнулись с фактами, свидетельствовавшими о ассовом подснежном размножении узкочерепных полевок. С 15 по 25 декабря в окрестностях пос. Макушино и дер. Красный Маяк было отловлено вскрыто 45 зверьков этого вида — 10 взрослых (девять самок и один саец) и 35 молодых. У всех девяти самок имелись следы зимнего размножения — эмбрионы и свежие плацентарные пятна в рогах матки. Четыре амки были пойманы давилками типа «Геро» в открытых стациях (две — а убранном ржаном поле, одна — на меже ржаного поля и молодого березово-осинового колка и одна — в ивовом кустарнике [2]), пять остальных амок и все молодые добыты при разборке стогов и ометов. Анализ вскрыий позволяет приблизительно оценить интенсивность размножения. Из евяти самок четыре были кормящими, имели развитые молочные железы свежие плацентарные пятна. Пять остальных имели эмбрионов, у четырех из них в то же время были следы недавних родов. Средний размер выодка составлял около пяти молодых. Существенных различий между самками из открытых стаций и из стогов и ометов не было видно; можно отмеить только, что максимальный выводок — восемь детенышей — был у полевки, пойманной в омете ржаной соломы (см. таблицу). Самец имел заетно увеличенные семенники 6,0×3,5 мм).

Результаты вскрытий самок узкочерепной полевки

В открытых стациях					В стогах и ометах				
Дата поимки	Фаза размножения	Число эмбрионов	Средн. размер эмбрионов (диаметр (в мм)	Число темных пятен	Дата поимки	Фаза размножения	Число эмбрионов	Средн. размер эмбрионов (в мм)	Число темных пятен
5.XII	Беременная	5	3	6	15.XII	Беременная и кормящая	6	5,5	4
5.XII	Кормящая	—	—	4	20.XII	Беременная	3	13×9	—
3.XII	Беременная и кормящая	4	4	4	20.XII	Кормящая	—	—	3
.XII	Кормящая	—	—	6	25.XII	Беременная и кормящая	6	1,8	5
					25.XII	Кормящая	—	—	8

При разборке стога овсяно-злаково-разнотравного сена 17 декабря ыло обнаружено гнездо узкочерепных полевок с молодыми зверьками. но располагалось под снегом у обочины стога, в вырытой на поверхности емли прямоугольной ямке размером 40×22 см, глубиной 15 см. Из этого ольшого гнезда было извлечено 20 слепых или недавно открывших глаза зерьков (весом от 5,3 до 7,5 г). Очевидно, вместе находилось четыре-пять ыводков, появившихся на свет в первых числах декабря. Под ометом ржаой соломы 25 декабря из трех гнезд, располагавшихся также в ямках на оверхности земли, были отловлены 23 молодые полевки, начиная от слеых (4,8 г) и до активных, переходных к полувзрослым. 13 из них были же довольно крупных размеров, весом от 9,1 до 11,2 г. Этих зверьков ожно отнести по меньшей мере к пяти разновозрастным выводкам, рожденным в основном в первую и частично во вторую декаду декабря.

[2] Средняя глубина снежного покрова в указанных стациях составляла на стерне жаного поля (по 50 промерам) — 20,2 см, на меже (по 25 промерам) — 28,4 см, кустарнике (по 40 промерам) — 38,3 см.

Сопоставляя данные по вскрытиям самок и по находкам выводков, м
пришли к заключению, что зимой 1953/54 г. имело место интенсивное ра
множение узкочерепных полевок. Первый заметный этап размножения,
котором участвовали почти все взрослые самки, захватил время (по срока
появления молодых) от конца ноября до середины декабря. Вслед за эти
около половины самок спаривалось вновь, и в конце декабря 1953 г.— на
чале января 1954 г. должен был появиться второй помет. Следует отметит
что ни один из пойманных нами зверьков других видов не имел следов зим
него размножения. (Было поймано 13 красных полевок, 3 обыкновенны
полевки, 11 мышей-малюток, 5 полевых мышей, 1 лесная мышь, 3 джунгар
ских хомячка, 40 обыкновенных бурозубок, 3 средние бурозубки и 7 малы
бурозубок.)

Интересно сравнить эти данные с численностью и размещением одно
из наиболее чутко реагирующих на состояние популяции полевок хищ
ника — лисицы (Vulpes vulpes L.). Численность лисиц с осени была невы
сокой. По первому снегу встречались редкие одиночные следы (сообщени
местных охотников А. Ф. Феденко, А. Ф. Куликова и работников Макуши
ского ондатропромхоза). В декабре количество лисиц резко возросло, про
изошли заметное перемещение и концентрация их в этих районах. Стал
часто наблюдаться мышкующие звери на убранных полях, лугах и опуш
ках колков; во второй половине декабря в поле зрения можно было набл
дать одновременно до трех-четырех мышкующих лисиц. Относительна
плотность, по учету автора 13 декабря, составляла 31,2 следа на 10 к
маршрута. На учетном маршруте 26 декабря в районе овсяных и пшени
ных полей и опушек мелких березовых колков вблизи совхоза «Макушин
на отрезке в 8 км было обнаружено большое количество следов охоты л
сиц — выкопанных в снегу до земли ямок. Из 50 с лишним покопок, ра
положенных на стерне, шесть вело в обширные гнездовые камеры с обил
ным гнездовым материалом. По всей вероятности, лисица разыскивала
откапывала гнезда с выводками узкочерепных полевок.

Ряд авторов придают большое значение составу пищи зверьков (в час
ности обыкновенных полевок) в стимуляции зимнего размножения (На
мов, 1948; Попов, 1947; Кучерук и Рубина, 1953). В связи с этим можно о
метить особенность питания отловленных нами стадных полевок. Из д
вяти вскрытых желудков размножавшихся самок в восьми содержала
масса свежей зелени, а изо рта одной полевки (добытой 15 декабря
убранном ржаном поле) было извлечено два кусочка зеленого листи
злака. Повидимому, зверьки в большом количестве поедали ушедшие п
снег свежие побеги отавы.

Литература

Климов Ю. Н. 1930. К вопросу о массовой гибели полевок Microtus (Stenocranit
gregalis, Изв. Сибирск. краев. станции защиты раст., № 4.

Кулик И. Л., 1951. Грызуны скирд и ометов, Вопросы краев., общ. эксперимент. па
зитол. и мед. зоол., т. VII.

Кучерук В. В. и Рубина М. А., 1953. Причины, определяющие видовой соста
численность грызунов в скирдах, ометах и стогах южных районов Московской
ласти, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 3.

Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд
АН СССР.

Попов В. А., 1947. О зимнем размножении серых полевок, Природа, № 11.

Федюшин А. В., 1946. Экология и география клеща Dermacentor marginatus в воп
сах борьбы с пироплазмозом лошадей в Тарском округе, Омск. н.-иссл. вет. и
Омгиз.— 1948. Зоологические факторы в эпидемиологии весенне-осенней лихорадк
Омской области, Тр. Омск. мед. ин-та, № 13, вып. 1.

Формозов А. Н., 1946. Снежный покров как фактор среды, его значение в жи
млекопитающих и птиц СССР, Мат. к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер
отд. зоол., вып. 5 (XX), изд. МОИП, М.— 1947. Очерк экологии мышевидных г
зунов, носителей туляремии, то же, вып. 7 (XXII). Мат. по грызунам, вып. 1.

Ченцова Н. Ю., 1949. Основные черты экологии стадной полевки и меры борьб
нею (автореф. канд. дисс.), ЗИН АН СССР, Л.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

НОВЫЙ МЕТОД СОХРАНЕНИЯ МЯГКИХ ТКАНЕЙ ЖИВОТНЫХ ПРИ ПОМОЩИ ФИТОНЦИДОВ ХРЕНА

Н. И. ШПАК

Украинский экспериментальный институт глазных болезней им. акад. В. П. Филатова

Фитонциды обладают бактерицидными свойствами, оказывают токсическое действие на простейших и грибы. Эти свойства фитонцидов некоторым авторам удалось использовать для длительного сохранения фруктов, мяса и рыбы (О. Е. Савчук, Ю. А. Равич-Щербо, Р. В. Певгова и др.). В монографии Б. П. Токина «Фитонциды» (1951) имеется указание, что фитонциды применяются охотниками для предохранения убитых птиц от разложения.

Вопрос консервации тканей изучается широко в УЭИГБ в связи с проблемами пересадки роговицы и тканевой терапии. Учитывая приведенные выше литературные данные, нами, по предложению акад. В. П. Филатова, были проведены исследования, цель которых состояла в том, чтобы выяснить, могут ли фитонциды быть использованы для консервации применяемых с целью тканевой терапии тканей человека и животных. В процессе выполнения этой работы мы испытывали консервирующие свойства летучих фракций фитонцидов хрена в отношении отдельных тканей, органов и целых организмов (кожа трупа человека, уши кроликов и перепелка). Результаты этих опытов показали, что фитонциды хрена обладают консервирующим действием в такой степени, что могут быть использованы для сохранения некоторых музейных препаратов. Приводим методику приготовления и описание наших препаратов.

Лоскут кожи, взятой по белой линии живота у трупа человека, размером 6×50 мм мы сохраняли в запаянной пробирке, на дно которой предварительно поместили марлевый мешочек с 3 г свежеизмельченного корня хрена. Препарат сохраняется при обычных комнатных условиях и в настоящее время имеет почти пятилетнюю давность. Кожа хорошо сохранилась, цвет ее совершенно не изменился. Лоскут кожи того же трупа, запаянный в пробирку без хрена, уже через месяц значительно изменился. Кожа стала влажной, рыхлой, в пробирке скопилось небольшое количество жидкости желтого цвета.

Уши кролика мы сохраняли в стеклянных цилиндрах емкостью 200 мл. Поместив вначале на дно цилиндра марлевый мешочек с 10 г свежеизмельченного хрена, мы затем над хреном укладывали ухо. После этого цилиндр закрывали стеклянной пластинкой, запаивали менделеевской замазкой и покрывали слоем парафина. По описанной методике мы приготовили пять препаратов. Препараты на протяжении почти 5 лет хранятся в лаборатории при обычной комнатной температуре на свету. Уши имеют вполне хороший вид. За время консервации кожа ушей, сохраняемых в течение столь длительного срока, лишь незначительно потемнела.

Для более детального осмотра 17 апреля 1955 г. один цилиндр был вскрыт. Ухо оказалось умеренно влажным и мягким на ощупь. Кожа несколько потемнела, однако целость ее, как и волосяного покрова, не нарушена. Никаких признаков разложения не обнаружено. Ухо издает довольно насыщенный специфический запах хрена. У верхушки уха был взят небольшой кусочек для гистологического исследования (окраска гематоксилин-эозин), при котором оказалось, что все слои окрасились эозином в красный цвет. Границы клеток и ядер в препарате не различаются (гематоксилин препарата не окрасил). Эпидермис местами слущен и лежит на некотором расстоянии от соединительной ткани; местами сохранился. Структура волосяных луковиц сохранилась. Хорошо видны сальные железы. Отчетливо видны волокна соединительной ткани. Капсула хрящевых клеток и межклеточное вещество различаются четко.

Препарат тушки перепелки сохраняется с 50 г хрена в цилиндре емкостью 1000 мл. Перепелка укреплена головой кверху на стеклянной пластинке над хреном. Никакой предварительной обработке до консервации препарат не подвергался. Тушка не вскрывалась. Кишечник не удалялся. Цилиндр герметически закрыт при помощи стеклянной пластинки и менделеевской замазки. Препарат имеет почти трехлетнюю давность. За это время произошли следующие изменения: глаза запали, из анального отверстия выделилось небольшое количество жидкости, которая впиталась хреном. Цвет перьев, а также неоперенных частей (пальцы, цевка и клюв) не изменился. В общем тушка имеет вполне удовлетворительный вид.

Эти данные позволяют полагать, что хрен может быть использован в качестве консервирующего средства как для приготовления некоторых зоологических и анатомических препаратов, так и для сохранения шкурок мелких животных и птиц в экскурсионных условиях. Необходимым условием является наличие герметически закрывающегося сосуда, в котором производится хранение нужных объектов в присутствии измельченного хрена. Корни хрена необходимо брать доброкачественные, хорошо сохранившие тургор. Сухие, вялые и гнилые корни для работы непригодны. Мы считаем описанное предложение рациональным, так как в условиях экспедиции часто большое затруднение вызывает хранение коллекционных материалов подобного рода.

ВРЕДНАЯ ЧЕРЕПАШКА (EURYGASTER INTEGRICEPS PUT.) — ВРЕДИТЕЛЬ ЛЕСНЫХ ПОРОД

Н. М. ГРИСЮК

Институт леса АН УССР

Вредная черепашка (Eurygaster integriceps Put.) обычно является вредителем злаковых культур и с лесом связана только зимовкой в лесной подстилке. В последних сводках и работах по вредной черепашке (Федотов, 1949; Тремль, 1950; Тарануха и Хара-Мурза, 1950; Тарануха, 1951) нет никаких данных о повреждении ею древесных пород.

Однако наши наблюдения в дендрологическом парке «Веселые Боковеньки» (на юге Кировоградской области) показывают, что некоторые виды клопов, а именно: Eurygaster integriceps Put., Aelia acuminata L., Carpocoris sp., Mesocerus marginatus L., Dolycoris baccarum L. и др.[1] — могут повреждать также и древесные породы, в особенности хвойные.

---

[1] Пользуюсь случаем выразить свою благодарность А. Г. Тремлю за труд по проверке определения видового состава клопов.

В последние годы многие деревья сосны черной (Pinus nigra Arn.) и обыкновенной (P. silvestris L.), можжевельников обыкновенного (Juniperus communis L.) и виргинского (J. virginiana L.), туи западной (Thuja occidentalis L.) и др. стали покрываться усохшими веточками. При этом усыхали, как правило, 1—2-годичные побеги в самых различных частях кроны.

Проводя тщательные наблюдения, мы убедились, что это усыхание является результатом повреждений деревьев клопами вредной черепашки, которые в большом количестве переселились с соседних полей на деревья парка сразу же после уборки хлебов. На отдельных деревьях черной сосны находилось одновременно до 1000 экз. черепашки, на некоторых веточках количество насекомых доходило до 5—6 экз.

Вредная черепашка, как и упомянутые выше другие виды клопов, наносит повреждение, делая укол на хвое (рис. 1) или на коре молодого со-

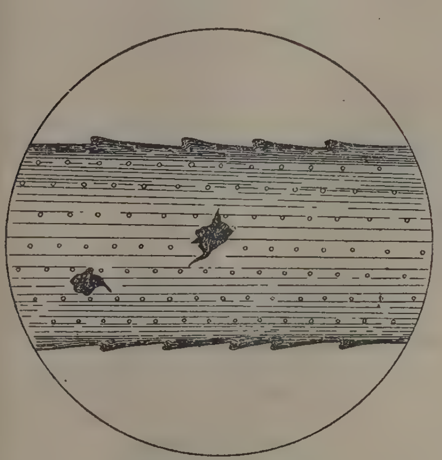


Рис. 1. Уколы на хвое черной сосны, наносимые хоботком вредной черепашки

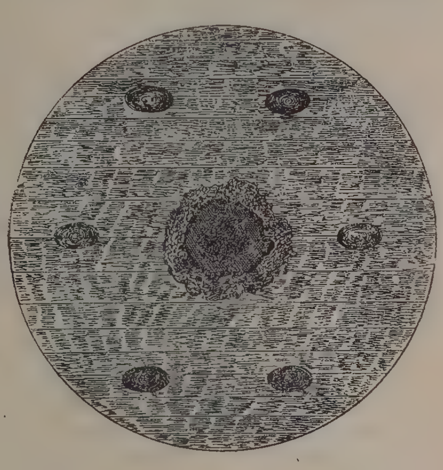


Рис. 2. Отверстие в хвое черной сосны, сделанное вредной черепашкой

снового побега, а затем сосет сок или, вернее, смесь клеточного сока дерева с выделениями слюнных желез, которые черепашка впрыскивает в прокол. Свой хоботок черепашка часто вонзает в устичное отверстие на хвое, но так как толщина хоботка примерно в 15—20 раз больше устичного отверстия, то последнее разрывается (рис. 2). Сделав несколько уколов на одном месте и высосав сок, черепашка переползает на другую хвоинку, затем перелетает на другую ветку или же на соседнее дерево. В месте укола выделяется живица (рис. 3), которая продолжает затем истекать длительное время. Таких ранений хвое наносится столь много, что она постепенно усыхает. В результате усыхания хвои, а также повреждения самих побегов последние полностью гибнут.

Характерно, что даже в густом массиве 50-летнего насаждения черной сосны на вершинах деревьев нами обнаружены такие же повреждения хвои и 1—2- и даже 3-летних побегов, как и на одиночно стоящих деревьях в центре парка.

Старший научный сотрудник дендропарка Б. Е. Балковский заметил, что основная масса черепашки появилась на деревьях в начале третьей декады июля, сразу после уборки хлебов. Однако уже 10—15 августа большинство насекомых ушло в подстилку лесных насаждений дендропарка. Так, 16 августа в подстилке дубовых и сосновых насаждений с редким подлеском на 1 м^2 мы насчитывали до 50 экз. черепашки. Но все же значительное количество вредной черепашки, остроголового щитника, а также

клопов из рода Carpocoris, Mesocerus и др. встречалось на черной сосне и других деревьях до начала октября (а остроголовый щитник — даже до конца октября), несмотря на значительное понижение температуры (до 3,8°), имевшее место в середине сентября. В более теплые дни клопы оживленно ползали по хвое сосны и еще наносили ей повреждения.

Известный факт,— что черепашка перед тем, как уйти в подстилку на зимовку, остается некоторое время активной (Тремль, 1949, и др.),— подтверждается и нашими наблюдениями. Причиной нападения черепашки на древесную растительность и столь необычного для нее питания в 1953 г. (а возможно, и в прежние годы), по-видимому, является необходимость окончания дополнительного питания, так как к моменту созревания хлебов черепашка не успела закончить питание и накопить необходимые для зимовки запасы жирового тела. Ускоренное созревание хлебов на юге Кировоградской области летом 1953 г. было вызвано засушливой погодой, стоявшей здесь в июне и июле.

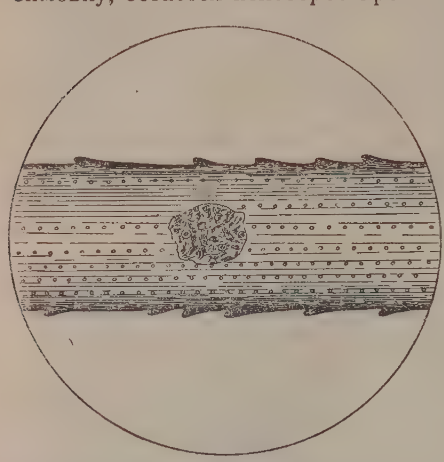


Рис. 3. Затвердевшая живица на хвое черной сосны в месте укола вредной черепашкой

В результате наших наблюдений установлено, что основной причиной усыхания сосны черной и других хвойных в дендропарке являются повреждения, наносимые деревьям вредной черепашкой, считавшейся до сих пор исключительно сельскохозяйственным вредителем. Следует отметить, что некоторые вопросы миграции черепашки на деревья, прохождение ею жизненного цикла в это время, особенности питания древесной пищей, физиология повреждений и пр. остались нами невыясненными. Поскольку все это имеет большое значение, желательно, чтобы энтомологи занялись изучением клопов-щитников, в особенности вредной черепашки, как вредителей лесных пород. Необходимо более внимательно изучить поведение черепашки также и в полезащитных полосах из лиственных пород.

Литература

Плавильщиков Н. Н., 1950. Определитель насекомых, Учпедгиз, М.
Тарануха М. Д., 1951. Хлібні клопи та боротьба з ними, Изд-во АН УССР, Киев.
Тарануха М., Хара-Мурза Д., 1950. Вредная черепашка и борьба с ней, Сталинск. обл. изд-во.
Тремль А. Г., 1949. Мигрирующие вредители в лесополосном хозяйстве и борьба с ними, Науч. отчет Украинск. н.-исслед. ин-та агролесомелиор. и лесн. хоз-ва за 1947 г., Госсельхозиздат УССР, Харьков.— 1950. Вредная черепашка в условиях лесополосного земледелия, Тр. по агролесомелиор., то же за 1948 г.
Федотов Д. М. (ред.), 1949. Вредная черепашка, Изд-во АН СССР, М.— Л.

К БИОЛОГИИ ГНЕЗДОВАНИЯ РАСПИСНОЙ СИНИЧКИ

Л. С. СТЕПАНЯН

Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Расписная синичка (Leptopoecile sophiae sophiae Severtzow) — не особенно редкая птица в горных районах Средней Азии. Ее встречали все натуралисты, исследователи этих мест, начиная с Н. А. Северцова, кото-

ый нашел ее и впервые описал в 1827 г. Но тем не менее о жизни этой ичкии известно очень немногое.

В. Н. Шнитников (1949) не дает почти никаких сведений о размножеии этого вида и даже определенно не называет его гнездового биотопа. коллективном труде советских орнитологов приводятся уже более подбные сведения по биологии расписной синички (Дементьев, Гладков др., 1954).

Летом 1954 г. в Иссык-Кульской котловине мне удалось провести екоторые наблюдения над гнездованием синички.

В ущелье Кара-Баткак системы р. Чон-Кызыл-Су (хребет Терскейла-Тау) мной было найдено гнездо этой птички и прослежено поведение одителей в период выкормки птенцов. Гнездо помещалось в развилке уста арчи на высоте около 3 м от земли [1] и имело форму яйца с тупыми онцами, поставленного вертикально. Вход расположен посредине верхней оловины постройки. Размеры гнезда: высота — 155 мм, ширина —100 мм, хват по окружности под летком —310 мм, диаметр входа —30 мм, растояние от нижнего края летка до основания — 90 мм, толщина стенки — риблизительно 30 мм. Основной материал — мох и перья птиц (почти сключительно гималайского улара). Кроме того, в стенки вплетено неного сухих травинок, кусочков арчовой коры (для маскировки гнезда) и ерсти животных. Внутри стенки сплошь сделаны из перьев улара; такие е перья вплетены в края входа и направлены внутрь, закрывая отверстие етка. Таким образом, гнездо создает надежную защиту от холодов, котоые нередки в период насиживания, особенно по ночам. В то же время оно рекрасно замаскировано, ничем не выделяясь среди переплетений ветвей рчи.

3 июня в гнезде находились четыре вполне оперенных птенца, готоившиеся скоро покинуть его [2]. Среди них были два самца и две самки, чень хорошо различавшиеся между собой по окраске уже в гнездовом аряде. Так же, как и во взрослом состоянии, самцы гораздо ярче окраены, чем самки, но в общем оперение у молодых тусклее, чем у старых.

Кормление птенцов очень интенсивное. Родители приносили корм через аждые 7—12 мин., в основном — мелких насекомых с заметным преоблаанием комаров-долгоножек (семейство Tipulidae). Возможно, это было вязано с высокой численностью последних. Район поисков корма ограниивался радиусом в 50—80 м от гнезда. На ночь обе взрослые птицы заетели в гнездо, из чего можно заключить, что, вероятно, вся семья ноует вместе.

В хребтах, окаймляющих Иссык-Кульскую котловину, гнездовым биоопом этого вида являются заросли арчи, особенно у верхней границы лесого пояса, где отдельные ели и группы деревьев перемежаются с обширыми участками арчовых зарослей. Именно в таких местах я встречал июне выводки слетков этих птичек. Здесь же найдено и гнездо.

Литература

ементьев Г. П., Гладков Н. А. и др., 1954. Птицы Советского Союза, Изд-во Сов. наука.

Шнитников В. Н., 1949. Птицы Семиречья, Изд-во АН СССР.

---

[1] Абсолютная высота — приблизительно 3300 м над ур. м.

[2] Начало кладки, очевидно, приходится на середину (12—15) мая.

МАССОВАЯ ГИБЕЛЬ УТОК В ОКСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (РЯЗАНСКАЯ ОБЛАСТЬ) ВЕСНОЙ 1949 ГОДА

В. В. КОЗЛОВ

Окский государственный заповедник

Зима 1948/49 г. была малоснежной. Постоянный снеговой покров установился только в январе. Высота его в первых числах января была 4 см. Средняя температура воздуха в январе и феврале, а также в весенние месяцы (март—апрель) была выше многолетней средней (см. табл.).

Месяц	Средн. т-ра в °С	
	многолетняя	за 1949 г.
Январь	—12,4	—4,8
Февраль	— 9,8	—8,9
Март	— 5,2	—3,6
Апрель	4,1	4,4
Май	12,5	15,9

Минимальная температура каждого из указанных месяцев также была выше многолетней минимальной за эти месяцы.

Средняя высота снегового покрова в январе была 20 см, в феврале — 23 см и в марте — 29 см. Наибольшая высота снегового покрова была в конце марта в лесу — 49 см (на лугу — 36 см). Начало таяния снега было отмечено в конце марта. В связи с резким суточным колебанием температуры (наличие сильных ночных заморозков) оно проходило интенсивно днем на открытых участках и крайне медленно в лесу. Полное исчезновение снегового покрова на открытых участках (поле, луг) было отмечено 6 апреля, а в лесу почти на полмесяца позднее — 19 апреля.

Повышение уровня воды в Оке началось с 23 марта. До 1 апреля оно было чрезвычайно медленным. Пик паводка, с чрезвычайно низким уровнем, отмечен 13 апреля. В отличие от всех предыдущих лет, в которые проводились фенологические наблюдения в заповеднике, прилет водоплавающих птиц весной 1949 г. проходил в необычные, чрезвычайно ранние сроки. Так, 4 марта отмечено начало прилета кряковых уток в пойме Оки. 13 марта прилет уток отмечен в районе центральной усадьбы заповедника. Массовый прилет уток разных видов (кряквы, чирки, красноголовые нырки и др.) был отмечен в средних числах марта. Снеговой покров, отсутствие воды в пойме, метели и значительные ночные заморозки вызвали истощение и массовую гибель прилетевших в необычные сроки водоплавающих птиц. В поисках пищи и крова утки залетали в селения, садились на крыши дворов, на кучи навоза в полях, ходили группами по дорогам, ища корма в придорожном навозе, залетали в леса. Птицы гибли массами, и лишь немногим удалось пережить этот период, спасаясь до наступления оттепелей по незамерзающим ключам и канавам.

Ниже приведен ряд конкретных данных о гибели водоплавающих птиц весной 1949 г. в районе охранной зоны заповедника. 8 марта на окраине села Выжелес Ижевского района на колхозном дворе на кучах навоза и на крыше двора, спасаясь от бури, сидела большая стая уток. Часть их находилась на крышах имевшихся поблизости колхозных домов. Одним выстрелом было убито пять уток, сидевших на крыше колхозного двора. Все убитые утки были сильно истощены. У села Выжелес утки держались с 8 до 12 марта. За это время много уток было найдено мертвыми. Возчики навоза из села Выжелес встречали уток на дорогах и на кучах свежевывезенного навоза, где утки искали себе корм. 23 марта у этого села была замечена большая стая чирят. У села Терехово, расположенного на правом берегу р. Оки, на границе охранной зоны заповедника, в середине марта наблюдали, как стаи уток по

60—70 шт. бродили по берегам Оки в поисках пищи и спасения от бури. После метелей уток находили мертвыми по нескольку штук в одном месте. 27 марта у оз. Санское нашли трех замерзших черноголовых нырков. В конце марта колхозники на р. Ушне (окская пойма против села Малышево) у местечка «Собачий брод» под мостиком обнаружили около 30 замерзших уток. На оз. Боровое у села Дектяное Ижевского района была обнаружена во второй половине марта стая мертвых чирков — около 30 шт.

Можно привести и еще много наблюдений гибели уток, но и сказанное с достаточной наглядностью подтверждает массовый характер гибели уток весной 1949 г.

Можно предполагать, что причиной раннего прилета водоплавающих птиц являются неблагоприятные климатические условия весны 1949 г. в местах их зимовки. Прилет грачей, скворцов, жаворонков прошел в сроки, близкие к обычным (между 23 и 30 марта), причем прилет скворцов был отмечен несколько раньше, чем грачей. Прилет и пролет остальных птиц проходили в обычные сроки и с установившейся последовательностью.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

РЕЦЕНЗИИ

W. SCÄPERCLAUS, **FISCHKRANKHEITEN**, 3. Aufl., Academie-Verlag, Berlin, 1954, 708 S. mit 389 Abbildungen im Text.

В Германской Демократической Республике в конце 1954 г. вышло в свет третье издание книги «Болезни рыб» известного немецкого ихтиопатолога проф. В. Шеперклауса. Книга, которая может быть в первую очередь рекомендована всем научным сотрудникам и практикам, работающим в области рыборазведения, издана Издательством Немецкой Академии наук. Внешне она оформлена безупречно, снабжена 389 рисунками в тексте, из которых многие являются оригинальными, и занимает 708 страниц довольно крупного формата. Уже одно это говорит об обилии представленного в книге фактического материала.

Настоящее издание выгодно отличается от второго издания наличием весьма внушительной «общей части», занимающей около четверти книги. Она состоит из четырех глав, затрагивающих вопросы этиологии и возникновения болезней, методики исследования и диагностики, общей патологии и, наконец, профилактики и терапии. Большим достоинством общей части является то, что она строится на примерах, взятых из ихтиопатологии, а не ветеринарии и медицины, что имеет место в ряде руководств по болезням рыб. На наш взгляд, общей части не хватает главы, освещающей вопросы общей эпизоотологии. Влияние факторов среды — как самого хозяина, так и среды, его окружающей, — на биологию возбудителей не рассматривается ни в одном месте книги, хотя в специальной части материала по этим вопросам приводится довольно много.

В первой главе автор разбирает классификацию болезней и возбудителей, происхождение паразитизма, взаимоотношения хозяина и паразита. В конце главы приводятся общие положения о воздействии ядов на организм рыбы. Необычно звучит определение инфекционных и инвазионных заболеваний. В советской литературе к инфекционным заболеваниям относят болезни, вызываемые возбудителями растительного происхождения, к инвазионным — болезни, вызываемые возбудителями животного происхождения. По В. Шеперклаусу, возбудители инфекционных заболеваний размножаются в теле хозяина, возбудители инвазионных заболеваний размножаются во внешней среде. В связи с этим к первой группе относятся все споровики, многие жгутиконосцы и даже некоторые инфузории. С такой искусственной классификацией трудно согласиться.

Рассматривая вопрос о специфичности паразитов, автор исходит из положений Фаренгольца и Шидата, которые явно недооценивали роль внешней среды при взаимоотношениях паразита и хозяина. В советской литературе эти положения неоднократно подвергались серьезной и справедливой критике.

Очень удачно, на наш взгляд, излагает автор понятие невосприимчивости и иммунитета. К последнему он относит лишь приобретенный иммунитет.

В главе, посвященной методике исследования и диагностике, несколько бегло даются указания о паразитологическом вскрытии рыб. В то же время очень тщательно и с большим знанием дела описывается методика бактериологического исследования.

В третьей главе, освещающей вопросы патологии, описаны важнейшие процессы, возникающие под влиянием возбудителя. При этом автор тщательно отмечает многочисленные пробелы в наших знаниях по патологии рыб. Описывая патологические изменения крови, автор ограничивается лишь изменениями при инфекционных заболеваниях. В то же время он обходит молчанием литературу—главным образом советскую — о патологических изменениях крови рыб под влиянием животных паразитов. В настоящее время фактов о таком влиянии накопилось довольно много. В заключении главы дается в виде особой таблицы обзор важнейших заболеваний рыб с указанием главных симптомов, названия возбудителя заболевания и страницы в книге, на которой оно подробно описывается.

В четвертой, и последней, главе разбираются вопросы профилактики и терапии. Совершенно правильно отмечается большое значение заноса возбудителя в водоем с рыбопосадочным материалом, с различными водными животными. Важным методом, предупреждающим возникновение заболеваний, признается создание при выращивании

ыб оптимальных условий внешней среды, с чем также нельзя не согласиться. Большой нтерес представляет описание массовых предупредительных прививок против краснухи арпов. Автор подробно рассматривает различные лечебные ванны, основанные на кратовременном, длительном и моментальном действии. Этот раздел должен особенно заинтересовать практиков-рыбоводов и ихтиопатологов, так как набор применяемых в астоящее время в СССР лечебных ванн весьма ограничен. Из лечебных средств, вводимых рыбе при скармливании, автор подробно останавливается на бактериофаге, который применялся им при краснухе карпа. Глава заканчивается небольшим разделом о организации борьбы с болезнями рыб. Из этого раздела видно, что в Германской Демократической Республике применялись некоторые организационные меры с целью редупреждения распространения наиболее опасных заболеваний (вертеж и фурункулез лососевых и краснуха карпов); однако какой-либо ихтиопатологической службы в еспублике до настоящего времени не существует.

Бо̀льшую часть книги, примерно составляющую $^3/_4$ ее объема, занимает специальная часть. Она распадается на два раздела — о паразитарных и непаразитарных заболеваниях. В разделе «Паразитарные заболевания» рассматриваются болезни, вызываемые паразитическими рачками, червями, простейшими, водорослями, грибками и, наконец, бактериями и вирусами. Естественно, что особенно подробно описаны болезни, имеющие значение в немецком рыбоводстве, а также при содержании рыб в аквариумах. Приводятся сведения о строении, биологии возбудителя, его патогенном воздействии на организм рыбы и о мерах борьбы с ним. В каждой главе дается краткий обзор важнейших возбудителей заболеваний не только пресноводных, но и морских рыб, а также раков. Поскольку большинство из подробно описываемых заболеваний встречается и в СССР, весь раздел может быть использован советскими специалистами. Изложен весь материал живо и просто, с привлечением данных последних лет.

Ограничимся некоторыми замечаниями. На наш взгляд, автор явно недооценивает роль слизистого споровика Myxobolus cyprini, паразитирующего во внутренних органах карпа. Называя этот вид, автор лишь ограничивается замечанием, что ранее его ошибочно рассматривали в качестве возбудителя оспы карпа. Вид этот, как показали исследования советских и польских авторов, весьма патогенен и может вызывать значительные отходы годовика карпа в зимовальных прудах или сразу же после его высадки на нагул. Кроме того, заражение M. cyprini значительно осложняет течение краснухи.

В главе о бактериальных и вирусных заболеваниях максимум внимания уделяется краснухе карпов, которую автор попрежнему называет инфекционной водянкой. Последнее название отражает лишь основной симптом острой формы краснухи. В связи с этим нам кажется более удачным обычно употребляемое в СССР название «краснуха». Этому заболеванию в книге уделено 50 страниц. Да это и понятно. Краснуха до настоящего времени является бичом немецкого — да и не только немецкого — карпового хозяйства. Весьма существенно, что такие заболевания карпа, как немецкая «водянка», «люблинская» болезнь, рассматриваются в настоящем издании в качестве различных форм одной и той же болезни (острая, подострая, хроническая, латентная). Отметим только, что к этому выводу впервые пришли советские исследователи. В вопросах этиологии автор, как и прежде, придерживается признания бактериальной природы краснухи, приводя целый ряд новых доказательств в пользу своей точки зрения. Но подробно излагаются и доказательства сторонников вирусной природы заболевания. Заканчивая обсуждение этого вопроса, автор отмечает, что не имеет достаточных оснований полностью отвергать вирусную теорию возникновения краснухи. Очень существенным представляется нам описание различных методов борьбы и предупреждения этого заболевания.

Довольно подробно, с привлечением новых материалов, в книге описывается болезнь форели, обозначаемая как «дегенерация печени». В отличие от предыдущих исследований, автор рассматривает эту болезнь как вирусное заболевание. Допуская, что такое заболевание и может быть вызвано вирусом, мы должны отметить, что болезнь с подобными же симптомами вызывается кормовой неполноценностью, скорее всего — недостатком витаминов в искусственных кормах.

В данный раздел следовало бы отнести и оспу карпов, поскольку в настоящее время накопился ряд доказательств в пользу ее вирусной природы. Однако автор этого не делает и рассматривает оспу попрежнему в разделе «Непаразитарные заболевания».

Последний раздел распадается на две главы — «Заболевания, вызываемые внешними условиями» и «Заболевания, вызываемые наследственностью». И в этом разделе содержится много полезных и интересных сведений.

В целом рассматриваемая книга, несмотря на некоторые высказанные замечания, может быть оценена как большой вклад в рыбохозяйственную науку. Она, несомненно, станет настольной книгой рыбоводов, ихтиопатологов и всех других научных и практических работников, имеющих дело с рыборазведением, а также любителей-аквариумистов. Можно лишь высказать сожаление, что в книге совершенно недостаточно использована советская ихтиопатологическая литература. Хотя автор и ссылается на некоторые советские исследования, но, очевидно, многие и многие работы советских инфекционистов и особенно паразитологов остались ему неизвестными.

О. Н. Бауер

«ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA», 1955, № 1, 56 стр.

Рассматриваемое издание представляет собою первый выпуск органа Института гидробиологии Академии наук Китая. Сборник включает четыре статьи, посвященные различным вопросам биологических оснований рыбного хозяйства внутренних вод. Первая статья — Чен Нин-шен и Ши Чуан-фан «Определение минимального количества кислорода, при котором могут жить некоторые прудовые рыбы» (стр. 1—6) В этой статье излагаются результаты экспериментов, проведенных на основных видах рыб, выращиваемых в смешанных популяциях в прудах Китая — толстолобике (Hypophthalmichthys molitrix), Aristichthys nobilis, черном амуре (Mylopharyngodon piceus) и белом амуре (Ctenopharyngodon idelia). Авторы показывают, что молодь этих рыб обнаруживает признаки удушья, когда количество кислорода, растворенного в воде, падает до 0,23—0,99 мг/л при температуре 23—24°. Свободная углекислота не оказывает значительного влияния на потребление кислорода. Ее концентрация до 30 мг/л, а для Aristichthys nobilis до 60 мг/л при температуре 32° не оказывает на исследованных рыб существенного влияния. Отрицательное влияние на рыб растворенной в воде углекислоты заметно начинает сказываться, когда ее количество достигнет более 80 мг/л. Это влияние сказывается и при относительно высоком количестве кислорода в воде (4,34—6,56 мг/л).

Вторая статья — Ни Да-шу «Отчет о работах по сохранению карповых рыб от болезней» (стр. 7—24). Работы проводились на четырех видах прудовых карповых рыб. В статье даются общие сведения о болезнях исследованных рыб, подробно разбираются болезни кишечника и жабр. Автор описывает лечение кишечных заболеваний сульфагуанидином. Кроме лечения болезней, автор рекомендует также профилактические мероприятия, в первую очередь известкование прудов. Предлагаются также некоторые изменения в рационе рыб. Автор экспериментально показал, что не нужно добавлять к корму солей. В статье приводятся материалы по режиму экспериментальных и контрольных прудов.

Третья статья — Лю Цзэн-кан «Продуктивность двух экспериментальных прудов, удобренных традиционными методами, применяемыми в китайском рыбоводстве» (стр. 25—43). В статье излагаются результаты опытов, проведенных на двух прудах. Первый пруд, площадью 6065 м², был заселен черным амуром и сазаном. Пищей служили двустворчатые и брюхоногие моллюски. За год была получена продукция 7530 кг/га. Второй пруд, 3657 м², был населен белым амуром. Кормом служили только водяные растения. За год продукция выразилась в 3000 кг/га. В работе приведены подробные данные о сроках и плотности посадки каждого вида, колебаниях температуры, даче корма и др. В заключении статьи автор указывает, что имеются большие перспективы для дальнейшего повышения продуктивности прудов.

Четвертая статья — Лю Цзэн-кан, Чжу Нин-шен и Ван Чжу-шун «Рыбоводные возможности водохранилищ верховьев реки Хвай» (стр. 45—56). В статье излагаются результаты обследования трех водохранилищ — Пай-ша, Пан-чао и Чек-ман-тан, расположенных в провинции Хонан. Анализируется состав их фауны и приводятся данные по их гидрологическому режиму. Для повышения продуктивности этих водохранилищ авторы рекомендуют производить посадку в них годовиков планктофага Aristichthys nobilis. Предполагаемая возможная продуктивность водохранилища Пан-чао—150 кг/га и водохранилища Пай-ша — 280 кг/га.

Все опубликованные в сборнике статьи основаны на большом фактическом материале и содержат интересные данные. Для советских биологов-рыбохозяйственников статьи представляют несомненный интерес, особенно в связи с работами по акклиматизации амурских растительноядных рыб в Европейской части нашей страны, развитием у нас интенсивных форм прудового рыбоводства и рыбохозяйственным освоением водохранилищ. Мы с большим интересом будем ждать получения второго выпуска рецензируемого издания, публикация которого намечена, как мне сообщил заместитель директора Института гидробиологии Китайской Академии наук У Сен-вен, также в 1955 г.

Мне трудно сделать значительные критические замечания по китайскому тексту работ. Отмечу только, что, видимо, упоминаемая в работе по водохранилищам рыба Xenocypris argentea есть просто низкотелая форма амурского подуста — Xenocypris macrolepis (стр. 47), а не самостоятельный вид. Приходится выразить сожаление, что вторая опубликованная в сборнике статья не имеет подзаголовка и резюме. Жаль также, что в этой статье не дано латинских названий рыб, которые были объектом исследования. Желательно, чтобы подзаголовки таблиц давались на одном из иностранных языков.

Приветствуя выход в свет первого выпуска трудов Института гидробиологии Китайской Академии наук, необходимо подчеркнуть, что для нас возможность ознакомления с биологическими основами рыбного хозяйства Китая, где, в частности, рыбоводство находится на весьма высоком уровне, имеет не только познавательное значение, но и несомненный практический интерес.

Г. В. Никольский

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXV 1956 ВЫП. 3

ХРОНИКА

КОНГРЕСС ПО ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ В БЕРЛИНЕ В ИЮЛЕ 1955 ГОДА

10—17 июля 1955 г. в Берлине состоялся конгресс по защите растений, созванный Академией сельскохозяйственных наук Германской Демократической Республики.

На этом конгрессе были широко представлены работники по защите растений ГДР; приняли в нем участие и многие деятели в области сельскохозяйственной энтомологии и фитопатологии Германской Федеральной Республики.

Кроме того, на конгрессе были представлены делегации стран народной демократии. Делегация Румынской Народной Республики возглавлялась Президентом Академии наук фитопатологом Т. Савулеску, в ее составе был известный энтомолог, специалист по низшим насекомым М. Йонеску. Делегацию Народной Республики Болгарии возглавлял директор Института защиты растений в Софии д-р Ив. Ковачевский. В составе чехословацкой делегации были энтомолог Й. Фолтин — член-корреспондент Академии сельскохозяйственных наук, глава делегации; энтомолог из Братиславы д-р Губа и известные фитопатологи — чл.-корр. Академии сельскохозяйственных наук д-р Я. Закопал и д-р Ц. Блаттный. В составе венгерской делегации были эколог-энтомолог д-р Т. Ерми и фитопатолог Подградский. Польская делегация возглавлялась руководителем отдела растениеводства Министерства сельского хозяйства ПНР В. Дубняком. Из других стран была представлена лишь Швейцария (д-р С. Блумер из Цюриха).

Делегатом СССР был только автор этих строк, но в работе конгресса участвовали, кроме него, наши специалисты по сельскохозяйственной энтомологии Л. А. Зенякин и Е. Н. Иванов, находившиеся в этот период в Берлине.

Первое заседание (конгресс происходил в Прессе-Хауз на Фридрихштрассе) было посвящено общим вопросам. Член Академии сельскохозяйственных наук проф. А. Хей (Берлин) сделал доклад «О фитосанитарном состоянии сельского хозяйства в ГДР», в котором подробно остановился на распространении различных вредителей и заболеваний сельскохозяйственных растений в различных местностях, в зависимости от природных и хозяйственных условий. Доклад д-ра Г. Штаара (Иена) был посвящен проблеме определения болезни в фитопатологии и содержал анализ понятия заболевания в разные эпохи развития фитопатологических знаний, начиная от древности. Доклад д-ра Т. Ерми (Будапешт) был посвящен интересной теме — «Ценология и прикладная энтомология». В своих экологических представлениях докладчик очень близок к формулировкам, принятым советскими экологами, и многие его позиции созвучны положениям, развитым Г. Я. Бей-Биенко, М. С. Гиляровым, И. Я. Поляковым и др.

На втором заседании были освещены работы по вирусным болезням сельскохозяйственных растений. Доклады д-ра Ц. Блаттного (Прага) и д-ра Ив. Ковачевского (София) были посвящены обзору вирусных заболеваний и итогам их изучения в Чехословакии и Болгарии. В этих странах много сделано в области инвентаризации, изучения симптомов и насекомых-переносчиков (особенно тлей) вирусных заболеваний растений. Было обращено внимание на значительное распространение вирусных заболеваний плодовых деревьев. Д-р Мюле (Лейпциг) рассказал о диагностике вирусов картофеля.

На третьем заседании заслушивались энтомологические доклады. Директор Института по колорадскому жуку д-р Г. Бур (Мюльгаузен) сделал доклад о перспективах селекционных работ по повышению устойчивости картофеля к колорадскому жуку. Он обрисовал всю сложность этой проблемы, принимая во внимание быструю приспособляемость вредителя к изменениям пищевого режима. М. С. Гиляров (Москва) доложил итоги своих исследований закономерностей изменений комплексов вредных насекомых при освоении целинных земель. Интересный доклад был сделан д-ром Нольте (Ашерслебен) о влиянии дезинсекции почвы гексахлораном на насекомых, повреждающих стебли и листья. Исследования открывают широкие перспективы фитотерапевтических методов борьбы с вредителями.

Четвертое заседание было посвящено вопросам микологии. Д-р С. Блюмер (Цюрих) доложил об исследованиях по мучнистой росе, акад. Т. Савулеску (Бухарест) — о систематике твердой головни, а д-р Подградский (Будапешт) — о болезнях риса в Венгрии.

На последнем заседании первым был заслушан доклад об успешной разработке и применении гербисидов в ГФР (д-р Радемахер, Гогенхейм). Член Академии сельскохозяйственных наук, директор Фитопатологического института, проф. М. Клинковский (Ашерслебен) посвятил увлекательный доклад перспективе применения антибиотиков в фитопатологии. Д-р Рейнмут (Росток) сделал заключительное сообщение на конгрессе о роли защиты растений в сельском хозяйстве.

Во время работы совещания участники посетили Германский энтомологический институт (Берлин, Фридрихсхаген), руководимый проф. Г. Захтлебеном. Главными направлениями работ института, основанного еще В. Хорном, являются в последнее время систематика, биоценология и библиография. Институт имеет прекрасную библиотеку и вторую в Германии по богатству коллекцию насекомых; хорошо известен советским читателям по издаваемым им «Beiträge zur Entomologie». Проф. Г. Захтлебен подготовляет к печати мировую библиографию по энтомологии, но, к сожалению, необходимо отметить, что работы советских исследователей отражены в ней крайне недостаточно.

Руководимый членом Академии сельскохозяйственных наук проф. А. Хеем Центральный биологический институт (Biologische Zentralanstalt) в Клейнмахнове ведет энтомологические работы преимущественно в области токсикологии, а также осуществляет исследования по насекомым — вредителям леса, особенно по хрущам. Институт издает журнал «Nachrichtenblatt für den Deutschen Pflanzenschutzdienst». Институт проводит также работы по службе сигнализации и прогнозов вредителей и болезней сельскохозяйственных культур, которыми ведает д-р М. Клемм. Служба сигнализации вредителей в ГДР базируется не на данных специальных наблюдательных пунктов, как это принято в нашей практике, а на добровольных информациях корреспондентской сети. Среди таких корреспондентов много не только агрономических работников, но и крестьян. Для широкого привлечения населения к работе по сигнализации о появлении и изменении численности вредителей Центральный биологический институт издает хорошо исполненные в красках карточки — атласы вредителей с пояснительными текстами и указаниями по мерам борьбы. Интересно, что в условиях ГДР во многих местностях посевам серьезно вредит дикий кабан.

Для участников конгресса были организованы два маршрута экскурсий по учреждениям Академии сельскохозяйственных наук. Первый включал знакомство с Институтом фитопатологии в Наумбурге и Институтом по картофельному жуку в Мюльгаузене. Работы энтомологического характера в Наумбурге связаны в первую очередь с изучением филлоксеры и с выведением филлоксероустойчивых корнесобственных сортов виноградной лозы. В этом направлении у института имеются большие достижения, представленные в большой коллекции института. Кроме того, успешно ведется работа по выведению яблонь, устойчивых к кровяной тле. Устойчивые саженцы распространяются среди крестьянства ГДР. На работе Института по колорадскому жуку не останавливаюсь, так как она описана в другом издании[1].

Автор и Л. А. Зенякин участвовали в экскурсии, посетившей Селекционный институт в Клейнванцлебене, Селекционный институт в Кведлинбурге, Фитопатологический институт в Ашерслебене и Институт культурных растений, руководимый президентом Сельскохозяйственной академии акад. Г. Штуббе в Гатерслебене.

Работы энтомологического порядка в Кведлинбурге направлены на изучение закономерностей расселения тлей, выбора ими кормовых растений и динамики популяций в зависимости от биохимических особенностей растений.

В Ашерслебене ведется исследование методов борьбы с луковой мухой путем обработки высеваемых семян фосфорорганическими препаратами, ДДТ, ГХЦГ и др. Делянки, обработанные препаратами вофатоксом и гексахлораном, по прекрасному развитию растений резко отличаются от сильно изреженных личинками мухи контрольных посевов. В институте ведется также работа по вредным нематодам и мерам борьбы с ними.

Институты обладают обширными корпусами, прекрасно оборудованными лабораториями, кабинетами для научных сотрудников, большими площадями вегетационных домиков и т. д. и хорошо демонстрируют развитие науки в ГДР, которому правительство республики уделяет много внимания и средств. Гости из Западной Германии отмечали большие успехи в деле создания новых институтов в ГДР.

Работа в селекционных институтах проводится с применением методов индивидуальной биохимической оценки растений, в частности с использованием методов бумажной хроматографии и др.

Участники конгресса выражали большой интерес к достижениям советской сельскохозяйственной энтомологии и фитопатологии и выражали желание и готовность вступить в обмен изданиями с нашими научными учреждениями и отдельными исследователями.

М. С. Гиляров

---

[1] Колорадский жук и меры борьбы с ним, 1955, вып. 1, Изд-во АН СССР.

СЪЕЗД И ОБЩЕЕ СОБРАНИЕ ПОЛЬСКОГО ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО СОЮЗА В СЕНТЯБРЕ 1955 ГОДА

16—17 сентября 1955 г. в Познани состоялся съезд Польского энтомологического союза. Научная конференция съезда, открытого президентом — проф. К. Стравинским (Люблин), включала доклады директора Зоологического института Академии наук ПНР проф. Т. Ячевского (Варшава) на тему «Обзор достижений польской энтомологии за последнее десятилетие», проф. В. Венгорека — руководителя отдела борьбы с колорадским жуком Института защиты растений в Познани — «Биология колорадского жука на фоне биоценоза картофельных полей» и доц. Г. Зандлер о современных достижениях в области использования паразитов для борьбы с вредителями в сельском хозяйстве.

М. Г

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Зоологический журнал» печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам теоретической и практической зоологии. Особое внимание журнал уделяет зоологическим проблемам, связанным с сельским хозяйством и здравоохранением, а также с вопросами рыбного и пушного хозяйства.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки, разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в свободные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински, например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае — первая буква рода и видовое название по-латински, например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов (1932) или Браун (Brown, 1941). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать 1500—2500 печатных знаков и должен, по возможности, снабжаться переводами специальных терминов.

16. Редакция «Зоологического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

17. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного при наборе текста) не могут быть использованы.

18. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.

18

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

Рецензии

Хроника

5

Т-02338 Подписано к печати 13. III 1956 г. Тираж 3175 экз. Зак. 47
Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. 5. Печ. л. 13,7 + 2 вклейки Уч.-изд. л. 15,4

2-я Типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 15 руб.